ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 70
2
ФЕВРАЛЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1985

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 70 (1985) № 2

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevish, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhutzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Л. М. Егорова, Г. А. Лебедева* и *С. В. Феофанова*

Сдано в набор 11.11.84. Подписано к печати 29.01.85. М-27730. Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 13.48.
Усл. кр.-отт. 13.92. Уч.-изд. л. 15.62. Тираж 2363. Тип. зак. 2063

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. В. Л. КОМАРОВА АН СССР, РЕДАКЦИЯ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА» СЕРДЕЧНО ПОЗДРАВЛЯЮТ ПОЧЕТНОГО ПРЕЗИДЕНТА ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА АКАДЕМИКА ЕВГЕНИЯ МИХАЙЛОВИЧА ЛАВРЕНКО С 85-ЛЕТИЕМ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ И ЖЕЛАЮТ ЕМУ ДОЛГИХ ЛЕТ ЖИЗНИ, ЗДОРОВЬЯ И ПЛОДОТВОРНОГО ТРУДА НА БЛАГО СОВЕТСКОЙ БОТАНИКИ.

ТОМ 70 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1985, № 2

УДК 581.4 : 581.331.2 : 005 : 582.651.3

А. Л. Тахтаджян, Н. Р. Мейер, В. Н. Косенко

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ И КЛАССИФИКАЦИЯ СЕМЕЙСТВА *RAFFLESIACEAE* s. l.

A. L. TAKHTAJAN, N. R. MEYER, V. N. KOSENKO. POLLEN MORPHOLOGY AND CLASSIFICATION IN *RAFFLESIACEAE* S. L.

С помощью светового и электронных (SEM и TEM) микроскопов исследованы пыльцевые зерна 7 родов и 25 видов раффлезиевых. Установлено большое разнообразие типов пыльцевых зерен по апертурам, скульптуре, строению спородермы и экзины. Для видов *Rafflesia*, *Rhizanthes* и *Sapria* характерны однобороздные и однопоровые пыльцевые зерна с извилисто-складчатой скульптурой, перинոподобной наружной оболочкой и ламеллятной экзиной. У *Rafflesia arnoldii* выявлена гомогенная эктэкзина. Пыльцевые зерна рода *Cytinus* являются 2-, 3- и многопоровыми и так же, как и у рода *Bdallophytum*, имеют ямчато-бугорчатую скульптуру и колумеллятную эктэкзину. Пыльцевые зерна рода *Mitrastemon* 3- и многопоровые. Для них характерна значительная редукция эктэкзины, которая представлена отдельными бугорками на поверхности ламеллятной эндэкзины. Пыльцевые зерна рода *Pilostyles* 3-бороздные, с гладкой скульптурой и гомогенной эктэкзиной. По морфологии пыльцевых зерен семейство раффлезиевых очень гетерогенно, что вполне соответствует его гетерогенности и по остальным морфологическим признакам. Данные палинологии подтверждают необходимость разделения сем. *Rafflesiaceae* s. l. на ряд более естественных семейств: *Rafflesiaceae*, *Cytinaceae*, *Mitrastemonaceae*, *Apodanthaceae*, которые были описаны ранее на основе других признаков.

Сем. *Rafflesiaceae* в общепринятом широком его понимании насчитывает 9 родов и около 65 видов паразитных травянистых растений, распространенных в тропических и субтропических областях обоих полушарий. Несмотря на огромный интерес, который уже давно вызывает это семейство среди ботаников и широкой публики, особенно род *Rafflesia* с его гигантским цветком, мы знаем еще сравнительно мало о строении и развитии его репродуктивных органов. Главной причиной недостаточной изученности этих растений является трудность в получении материала. Сбор раффлезиевых в природе связан с очень большими трудностями, и к тому же цветки большинства видов сохраняются в гербарии очень плохо.

Сем. *Rafflesiaceae* s. l. большинство авторов сближают с *Aristolochiaceae* (Bartling, 1830; Brongniart, 1843; Agardh, 1858; Baillon, 1888; Solms-Laubach, 1901; Hallier, 1905, 1908, 1912; Lotsy, 1911; Гоби, 1916; Wettstein, 1924; Hutchinson, 1926, 1959; Harms, 1935; Rendle, 1938; Gundersen, 1950; Melchior в Engler's Syllabus, 1964; Тахтаджян, 1966; Dahlgren, 1975, 1980). Но имеется и другое мнение, согласно которому *Rafflesiaceae* и *Hydnoraceae* вместе с *Balanophoraceae* возникли от непаразитных зеленых *Santalales* (Cronquist, 1968, 1981).

Палинологическое изучение сем. *Hydnoraceae* (Тахтаджян, Мейер, 1979), относящегося к порядку *Rafflesiales*, привело к выводу, что морфология оболочки пыльцевых зерен, включая ультраструктуру экзины, указывает на его принадлежность к подклассу *Magnoliidae*, поэтому было в высшей степени интересным исследовать также морфологию пыльцы родственного сем. *Rafflesiaceae*. При этом нас интересовали не только систематическое положение представителей сем. *Rafflesiaceae* s. l., но и их классификация. Было важно выяснить, подтвердят ли палинологические данные отнесение к одному семейству столь разных родов, как *Rafflesia*, *Pilostyles*, *Cytinus* и *Mitrastemon*.

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1985

Насколько нам известно, в литературе не было SEM и TEM микрографий пыльцы раффлезиевых, за исключением нескольких наших микрографий, опубликованных в томе V «Жизни растений» (1980) и в книге A. Cronquist (1981). Что касается изучения пыльцы раффлезиевых с помощью светового микроскопа, то краткое описание 6 видов пыльцевых зерен 6 родов и прекрасный рисунок пыльцевых зерен *Cytinus hypocistis* были опубликованы G. Erdtman (1952). Кроме того, несколько изображений и описание пыльцевых зерен отдельных видов можно найти у M. Ikuse (1956), E. Zinderen Bakker (1953), B. Hansen и H. Straka (1978).

В настоящей работе изучена пыльца, взятая из гербарных коллекций (LE, BM, P, KEW, KYO), а также собранная и зафиксированная по нашей просьбе зарубежными коллегами.

Пыльцевые зерна исследованы с помощью светового (Zeiss, NF) и электронных сканирующих (Hitachi-HSM-22 D, Jeol JSM-350) и трансмиссионных (Hitachi-HU-HB-1, Tesla-BS-500) микроскопов. Препараты для светового микроскопа приготовлены по методу Erdtman (1943). В SEM изучали как ацетолизированные, так и неацетолизированные пыльцевые зерна, которые предварительно закрепляли на предметном столике и напыляли золотом. Ультраструктуру оболочки анализировали по срезам, выполненным по общепринятой методике через неацетолизированные пыльцевые зерна.

Считаем своим долгом выразить искреннюю благодарность ботаникам, оказавшим нам помощь в предоставлении гербарного или фиксированного материалов: А. А. Колаковскому, Э. С. Терехину, J. F. M. Cannon (British Museum Natural History, London), P. S. Green, C. Jeffrey и D. Philcox (Royal Botanic Gardens, Kew, London), W. Meijer (University of Kentucky, Lexington, Kentucky), B. C. Stone (Malaysia, Kuala Lumpur, University of Malaya Herbarium) и A. Cronquist (New York Botanical Garden, New York), а также Т. Д. Суровой за техническую помощь в приготовлении срезов.

Rafflesia R. Br.

Пыльцевые зерна всех изученных видов раффлезии сходны между собой (табл. I). Они сфероидальные, реже эллипсоидальные, мелкие, диаметром от 13.0 (*R. rochussenii*) до 15.0—18.0 мкм (*R. patma*, *R. hasseltii*, *R. tuan-mudae*, *R. cumingii*, *R. manillana*, *R. arnoldii*).

На поверхности пыльцевых зерен располагается округлая или почти округлая пора с неровными краями диаметром 1.5—5.0 мкм (табл. I, *2*, *8*), реже (обычно у эллипсоидальных пыльцевых зерен) сохраняется укороченная борозда (табл. I, *7*), также имеющая неровный край и обычно тупой конец. Длина борозды не превышает 6.0—7.0 мкм, чаще короче — 4.0—5.0, ширина 0.5—1.0 мкм. Наиболее крупные поры обнаружены у *R. arnoldii* и *R. tuan-mudae* (табл. I, *2*, *7*, *8*). Мелкие поры имеют пыльцевые зерна *R. hasseltii* и *R. rochussenii* (табл. I, *10*, *11*). Наиболее часто укороченная, по всей вероятности дистальная, борозда наблюдается у пыльцевых зерен *R. patma*. Для *R. rochussenii* характерно своеобразное, почти бугорчатое строение поверхности экзины, создающее впечатление многопоровости (табл. I, *11*). Мембрана апертур у всех видов мелкобугорчатая, диаметр отдельных бугорков около 0.1 мкм. Снаружи пыльцевые зерна покрыты оболочкой, по строению весьма сходной с периной, которая легко отделяется от экзины в процессе фиксации. На гербарном материале эта периноподобная оболочка обычно сохраняется (*R. cumingii*). Она разнобугорчатая, неравномерно накладывается на поверхность пыльцевого зерна, часто образует ямки различной формы, глубины и очертания. У *R. patma* и *R. hasseltii* эта дополнительная оболочка особенно тонкая, мелкобугорчатая (табл. I, *4*, *5*, *9*), у пыльцевых зерен *R. cumingii* — более мощная, местами крупнобугорчатая, состоит из отдельных гранул, часто не имеющих плотного соединения между собой (табл. I, *3*). Такое строение выявляется как на срезах пыльцевых зерен, так и при изучении их поверхности. Важно отметить, что эта дополнительная периноподобная оболочка не имеет спорополлениновых соединений с экзиной, в результате чего она легко разрушается и отделяется от пыльцевого зерна.

Поверхность экзины всех изученных видов *Rafflesia* довольно сложная, однотипная, извилисто-складчатая. Местами складки настолько короткие, что создается впечатление бугорчатой скульптуры (*R. rochussenii*). Выявлены 3 типа поверхности экзины: крупноскладчатая, мелкоскладчатая и почти бугорчатая. Наиболее крупные складки обнаружены у *R. manillana* (длина их достигает 8.0, высота 1.2, ширина — 1.5 мкм — табл. I, *6*). Расстояние между складками около 1.5 мкм. Поверхность экзины *R. patma*, *R. hasseltii*, *R. arnoldii*, *R. tuan-mudae* относится к мелкоскладчатому типу. Длина складок 2.0—3.0, ширина — 0.5—0.6 и высота — 0.6—0.8 мкм. У многих пыльцевых зерен *R. tuan-mudae* наблюдается тенденция к полярной ориентации складок экзины (табл. I, *7*). На поверхности *R. rochussenii* имеются короткие складки длиной менее 1.5, шириной около 1.5 мкм. Поверхность такого типа может быть названа складчатобугорчатой. У 50% пыльцевых зерен этого вида складки нередко далеко располагаются друг от друга, образуя глубокие впадины обычно более или менее округлой формы. В таком строении поверхности экзины, по-видимому, проявляется тенденция к формированию многопоровости (табл. I,*11*).

Спородерма изученных видов *Rafflesia* тонкая, имеет весьма своеобразное и редкое для цветковых растений строение. Для пыльцевых зерен *R. patma* характерны редукция наружного слоя экзины, сохранение ламеллятной эндэкзины, которая представлена несколькими (3—4) слоями ламелл, и соответственно трехслойная спородерма (табл. II, *8*). В оболочке пыльцевых зерен этого вида различаются наружная тонкая (толщиной до 0.7 мкм), рыхлая, перинoподобная оболочка; ламеллятная экзина (толщиной 0.7—0.8 мкм) и однородная интина (толщиной 0.7—1.2 мкм). Несколько отличается по строению экзины *R. arnoldii*, у которой она двухслойная. Наружный более толстый и однородный слой, по всей вероятности, соответствует гомогенной эктэкзине, а внутренний более тонкий ламеллятный — эндэкзине.

Rhizanthes Dumort.

Изучены пыльцевые зерна двух видов: *R. zippelii* и *R. lowii*. Они близки между собой по форме, типу апертур, рисунку поверхности экзины и строению спородермы, а также близки к пыльцевым зернам изученных видов раффлезии (табл. I; II, *1*—*4*). Различия незначительны и выражены в размере складок, обнаруживаемых на поверхности экзины. Пыльцевые зерна сфероидальные, мелкие, диаметром 12.0—16.0 (*R. lowii*) и 16.0 мкм (*R. zippelii*). Расположенная на поверхности пыльцевых зерен округлая пора (диаметром 1.5—2.0 мкм у *R. lowii* и несколько крупнее — 3.0—6.0 мкм — у *R. zippelii*) имеет более четкие очертания, чем у пыльцевых зерен видов раффлезии (табл. II, *2*, *4*). Дно поры бугорчатое, местами с небольшими трещинками, несколько вдавлено во внутрь пыльцевого зерна (табл. II, *2*). Край поры волнистый. У *R. lowii* были обнаружены также пыльцевые зерна с укороченными бороздами длиной до 2.0, шириной до 0.5 мкм (табл. II, *1*). На поверхности некоторых пыльцевых зерен сохраняются следы наружной, характерной для изученных нами видов раффлезии спорополлениновой оболочки.

Рисунок поверхности экзины рельефный, извилисто-складчатый, у *R. lowii* — мелкоскладчатый, длина складок достигает 1.0—1.3, ширина 0.2—0.3, высота 0.3 мкм (табл. II, *1*). У *R. zippelii* складки более широкие (до 0.8—1.0 мкм), близкие по форме и размерам к складкам на поверхности экзины видов Rafflesia (табл. II, *3*).

В спородерме (толщиной около 1.3 мкм) выявляются наружная периноподобная оболочка, экзина и интина. Наружная оболочка толщиной 0.25 мкм, довольно рыхлая, мелкозернистая, обычно плохо сохраняется. Экзина электронно-плотная, ламеллятная толщина 0.3 мкм. Местами в ламеллятном слое образуются каналы диаметром 0.12 мкм. У *R. zippelii* экзина обычно состоит из 3 слоев ламелл, у *R. lowii* ламеллы расположены в 2 слоя. Интина довольно мощная, толщиной до 1.0 мкм, двухслойная. У *R. zippelii* внутренний слой интины более или менее гомогенный, мелкозернистый, наружный — гетерогенный гранулярный.

Sapria Griff.

Пыльцевые зерна *S. himalayana* сходны с таковыми видов *Rafflesia* и *Rhizanthes* (табл. II, *5*, *6*). Они сфероидальные, реже эллипсоидальные, мелкие (диаметром от 25.0 до 30.0 мкм), однопоровые или имеют одну значительно укороченную борозду. Диаметр поры колеблется в относительно больших пределах (от 3.0 до 10.0 мкм). Длина борозды достигает 10.0 мкм при ширине 2.0—3.0. На поверхности многих пыльцевых зерен сохраняется перинообразная оболочка, в этом случае она гладкая или почти гладкая, местами неравномерно-бугорчатая. Пыльцевые зерна без этой наружной оболочки имеют извилисто-складчатый рисунок поверхности. Длина складок 1.0—1.3, высота 0.5—0.7 мкм.

Таким образом, все три рода — *Rafflesia*, *Sapria* и *Rhizanthes* — имеют сходные, чрезвычайно примитивные пыльцевые зерна с одной апертурой, преимущественно порой, реже укороченной бороздой, наружной спорополлениновой перинообразной оболочкой и ламеллятной экзиной. Интина также примитивного типа, развивающаяся на поздних стадиях формирования пыльцевого зерна.

Существенно, что у пыльцевых зерен *Rafflesia arnoldii* сохраняется чрезвычайно примитивная гомогенная недифференцированная эктэкзина.

Cytinus L.

Виды этого рода значительно различаются по признакам строения пыльцевых зерен (табл. III и IV). Обнаружены как одиночные, так и собранные в тетрады, 2-, 3-, многопоровые, а также ругатные пыльцевые зерна. Поверхность пыльцевых зерен у видов также различная. Для большинства видов характерно сохранение пыльцевых зерен в тетрадах (*C. baronii*, *C. sanguineus*, *C. glandulosus*, *C. dioicus* — табл. III, *9*, *10*; IV, *1—3*). Особенностью тетраэдрических тетрад некоторых образцов *C. dioicus* является отсутствие границ между отдельными пыльцевыми зернами при изучении их в SEM (табл. III, *9*). Только при сопоставлении данных светового и сканирующего электронного микроскопов стало возможным решение вопроса о наличии тетрад и их типе. Для других видов весьма типично то, что в некоторых пыльниках тетрады распадаются на отдельные пыльцевые зерна, а в других — между пыльцевыми зернами тетрады образуются спорополлениновые тяжи, в результате чего тетрады сохраняются или распадаются на диады (*C. hypocystis* — табл. III, *1—5*, *8*). Необходимо отметить, что в пределах даже одного вида образуются как тетраэдрические, так и квадратные тетрады (*C. dioicus*, *C. glandulosus*, табл. III, *9*, *10*; IV, *1—3*). Однако у видов *C. sanguineus* и *C. baronii* были обнаружены только тетраэдрические тетрады. Форма отдельных пыльцевых зерен в нераспадающихся тетрадах различна и зависит от типа тетрады. В квадратных тетрадах пыльцевые зерна билатерально-симметричные, бобовидные, в тетраэдрических — они почти сфероидальные.

Очень близкие виды *C. ruber* и *C. hypocystis* характеризуются, как правило, одиночными сфероидальными (диаметр от 15.0 до 20.0 мкм) или несколько вытянутыми бобовидными пыльцевыми зернами (длинная ось около 20.0, короткая — около 15.0 мкм) (табл. III, *2*, *4*, *5*). У *C. hypocystis*, кроме одиночных пыльцевых зерен, обнаружены пыльцевые зерна, собранные в тетрады, диаметр тетрады 30.0 мкм (табл. III, *3*). Наибольшие по размеру тетрады характерны для *C. glandulosus* (диаметр 38.0—40.0 мкм — табл. IV, *1—3*).

Для представителей этого рода характерны поры, число которых даже в пределах одного вида варьирует и зависит от типа тетрады. В квадратных тетрадах чаще образуются 2 поры, расположенные на концах большой оси пыльцевого зерна (табл. III, *3*). Однако нередки случаи, когда образуются 4 поры (табл. III, *5*). В тетраэдрических тетрадах на каждом пыльцевом зерне обычно выявляются 3—4 поры (табл. IV, *1*, *2*). Поры более или менее округлые, диаметром 4.0—4.5 мкм, с четким краем и мелкобугорчатой поверхностью мембраны. Для некоторых пыльцевых зерен одного и того же вида (*C. sanguineus*, *C. dioicus*) характерно, что наряду с порами образуются руги (длиной

8.0—9.0 и шириной 4.0—4.5 мкм). В отдельных случаях на одном и том же пыльцевом зерне обнаружены и поры, и борозды.

Поверхность пыльцевых зерен рода *Cytinus* также довольно разнообразна: от отчетливой бугорчатой до ямчатой или почти сетчатой, причем между этими типами скульптур имеются постепенные переходы. Выявляется бугорчатая скульптура, характерная для *C. baronii*, *C. ruber*, *C. hypocystis*, *C. glandulosus* (табл. III, 6; IV, *1—3*). Ямчатая скульптура была обнаружена у пыльцевых зерен *C. sanguineus* и некоторых пыльцевых зерен *C. dioicus*, собранных в квадратные тетрады (табл. III, *10*, *11*). Пыльцевые зерна *C. dioicus* в тетраэдрических тетрадах имеют почти сетчатую поверхность (табл. III, *9*).

В спородерме различных видов рода *Cytinus* проявляется тенденция к редукции тектума. Наиболее примитивной, по-видимому, является оболочка пыльцевых зерен *C. baronii* (табл. IV, *6*). В спородерме выявляются эктэкзина, состоящая из сплошного, снаружи бугорчатого тектума, колумелл и довольно мощного подстилающего слоя. Эндэкзина выявляется только в области апертур и разделяется на 2 слоя: наружная эндэкзина ламеллятная, довольно тонкая и внутренняя — гранулярная. Интина довольно тонкая, в области апертур также разделяется на два слоя. Рисунок поверхности *C. baronii* образован бугорками тектума.

Пыльцевые зерна *C. dioicus* и *C. sanguineus* имеют перфорированный тектум. Перфорации создают ямчатый или почти сетчатый рисунок, характерный для некоторых пыльцевых зерен *C. dioicus*. Спородерма *C. ruber* характеризуется значительной редукцией тектума, в результате чего на поверхности оказываются колумеллы, создающие бугорчатый рисунок экзины (табл. IV, *4*, *5*). Таким образом, в роде *Cytinus* бугорчатая поверхность имеется как у наиболее примитивных, так и у более специализированных пыльцевых зерен. Промежуточными являются ямчатая и сетчатая скульптуры.

Для рода *Cytinus* характерны довольно специализированные поровые пыльцевые зерна с хорошо дифференцированной на слои колумеллятной экзиной. У более продвинутых видов редуцируется тектум, а тетрады распадаются на отдельные пыльцевые зерна.

Bdallophytum Eichl.

Пыльцевые зерна двух изученных видов этого рода (табл. V) эллипсоидальные, мелкие, с экваториальным диаметром 12.0—13.0 и полярной осью 17.0—19.0 мкм (*B. oxylepis*) и соответственно 10.0—13.0 и 13.0—16.0 мкм (*B. andrieuxii*). Они имеют 3, 4, реже 2 меридиональные борозды длиной 10.0—12.0 и шириной 1.3 мкм с закругленными концами. Важно отметить, что в области экватора борозды не расширяются, а в некоторых случаях даже сужаются. Наиболее характерны борозды, имеющие одинаковую ширину по всей длине (табл. V, *3*). Край борозд неровный. Диаметр апокольпиума 3.0—4.0, ширина мезокольпиума 5.0—7.0 мкм.

Встречаются пыльцевые зерна, у которых одна или две меридиональные борозды имеют в центре перемычку, в равной степени выраженную и по строению не отличающуюся от межапертурной части пыльцевого зерна (табл. V, *4*, *5*), в результате чего образуются многобороздные пыльцевые зерна. В некоторых случаях одна из двух образовавшихся коротких борозд редуцируется (табл. V, *1*). Таким образом, у видов рода *Bdallophytum* число апертур значительно варьирует и непостоянно даже в пределах одного вида. Поверхность экзины бугорчато-ямчатая. Бугорки все разного размера и формы, довольно мелкие и неравномерно распределены по поверхности. Виды рода *Bdallophytum* несколько различаются по строению поверхности экзины. У *B. oxylepis* бугорки не имеют определенной направленности в расположении и значительно варьируют по размеру в отличие от *B. andrieuxii*, у которого большинство бугорков группируется вдоль экватора пыльцевого зерна и образует почти струйчато-бугорчатую скульптуру. Ямки на поверхности довольно мелкие, диаметром около 0.2 мкм, чаще округлые или слегка овальные. Дно апертур разнобугорчатое, отличается от остальной поверхности пыльцевого зерна.

Спородерма включает хорошо развитую колумеллятную эктэкзину, значительно редуцированную эндэкзину и интину (табл. V, *6*, *7*). В эктэкзине выявляется слабоперфорированный мощный тектум, четкие короткие колумеллы и толстый подстилающий слой. Промежутки между колумеллами заполнены гранулярной трифиной. Дно апертур образовано ламеллятной эндэкзиной и утолщенной интиной.

Таким образом, для пыльцевых зерен видов рода *Bdallophytum* характерны наличие бугорчатой поверхности экзины, неустановившееся число апертур, часто неровный бороздный край, относительно примитивное строение колумеллятной эктэкзины, заключающееся в почти неперфорированном мощном тектуме, коротких и неровных колумеллах и толстом подстилающем слое, а также наличие, правда, значительно редуцированной ламеллятной эндэкзины.

Mitrastemon Makino

Пыльцевые зерна с полюса трехугольные, с экватора почти овальные, размером 25.0—28.0 мкм, в большинстве случаев 3-поровые, реже 4-, 6-поровые (табл. VI, *1*, *2*, *4*). Поры отчетливые, неглубокие, с ровными краями, диаметром 3.0—5.0 мкм. Мембрана пор почти гладкая или мелкобугорчатая. Рисунок поверхности также почти гладкий, и только при больших увеличениях (выше 5000) обнаруживаются мелкие бугорки диаметром 0.2—0.7 мкм.

Экзина значительно редуцирована, особенно эктэкзина, от которой сохраняются лишь отдельные бугорки толщиной 1.0—1.2 мкм (табл. VI, *6*). Эндэкзина ламеллятная, что особенно четко выявляется в области апертур. Внутренний слой эндэкзины почти гомогенный. Интина фибриллярная, толщиной 0.7 мкм, под апертурами она значительно утолщается (до 1.5—2.0 мкм).

Таким образом, пыльцевые зерна рода *Mitrastemon* весьма специализированы, имеют 3 хорошо выраженные поры и почти лишены эктэкзины. По форме и характеру апертур пыльцевые зерна *Mitrastemon* сходны с пыльцевыми зернами видов *Cytinus*, а наличие ламеллятной эндэкзины и значительная редукция эктэкзины сближают их с пыльцой видов *Rafflesia*.

Pilostyles Guill.

Пыльцевые зерна изученных видов имеют сходное строение (табл. VI, *3*, *5*). Они эллипсоидальные, мелкие (полярная ось 25.0—28.0, экваториальный диаметр около 20.0 мкм — *P. ingae*, *P. caulotretii*, полярная ось 18.0—20.0, экваториальный диаметр 10.0—12.0 мкм — *P. blamhelii*, *P. haussknechtii*, *P. berteri*, *P. mexicana*), трехбороздные. Борозды узкие, длинные, ширина мезокольпиума 6.0—10.0, диаметр апокольпиума 4.0—4.5 мкм. Край борозд неровный. Концы борозд чаще острые или незначительно закругленные, как у *P. ingae*. Мембрана борозд мелкобугорчатая. Поверхность пыльцевых зерен при увеличении в 2000 раз кажется гладкой. При больших увеличениях выявляются мелкие, неравномерно расположенные бугорки диаметром 0.3—0.6 мкм. Спородерма тонкая (0.8—1.0 мкм), двухслойная (табл. VI, *7*). Экзина очень тонкая (0.8—0.9 мкм). Эктэкзина в основном гомогенная, толщиной 0.5—0.6 мкм. На некоторых участках в эктэкзине выявляются три слоя, по-видимому, соответствующие тектуму, колумеллам и подстилающему слою. Эндэкзина электронно более плотная, в верхней ее части нередко выявляются ламеллы толщиной 0.2—0.3 мкм. Интина фибриллярная толщиной 0.1—0.2 мкм, более или менее одинаковой толщины, включая и подапертурные области. Дно апертур выстлано эндэкзиной.

Таким образом, несмотря на трехбороздность, пыльцевые зерна видов *Pilostyles* сохранили гомогенную эктэкзину и ламеллятную эндэкзину. По этим признакам они сходны с пыльцевыми зернами видов *Rafflesia*.

Обсуждение результатов

По многим своим особенностям раффлезиевые — очень архаичная группа, сохранившая в структуре своих пыльцевых зерен уникальный набор примитивных признаков и живой пример последовательной трансформации структур спородермы, происходившей на ранних этапах эволюции цветковых растений.

Пыльцевые зерна всех изученных видов раффлезиевых, несмотря на различие в типе и характере апертур, скульптуре поверхности и строении экзины, сходны прежде всего тем, что большинство из них имеют ламеллятную эндэкзину, в разной степени выраженную, и все крайние типы структуры спородермы и апертур связаны плавными переходами.

Гомогенная эктэкзина имеется только у *Rafflesia arnoldii* и *Pilostyles hausskneehtii*, однако в последнем случае уже намечается дифференцировка на три слоя, хотя колумеллы еще не выражены. В эктэкзине *B. oxylepis* имеются мощный тектум и короткие разные по толщине колумеллы — признак, весьма примитивный для колумеллятной эктэкзины. Более специализирована эктэкзина с полной редукцией тектума и отчетливыми одинаковыми по толщине колумеллами обнаружена у многих пыльцевых зерен *C. ruber*.

Интересной особенностью раффлезиевых является наличие нескольких типов экзины: ламеллятной (*Rafflesia patma*, *Rhizanthes*), гомогенной (*Rafflesia arnoldii*, *Pilostyles haussknechtii*) и колумеллятной (*Bdallophytum oxylepis*, *Cytinus ruber*, *C. baronii*).

Значительной редукции достигла экзина пыльцевых зерен *Mitrastemon*, эктэкзина которой представлена лишь отдельными бугорками. Наиболее примитивными среди раффлезиевых являются пыльцевые зерна видов *Rafflesia*, имеющие дистальную борозду или пору. К примитивным признакам относится хорошо выраженная на ультратонких срезах недифференцированная гомогенная эктэкзина *R. arnoldii*, а также, возможно, наличие наружной периноподобной оболочки, которая легко отделяется от экзины.

От пыльцевых зерен типа *Rafflesia* эволюция шла, по-видимому, в нескольких направлениях. В линии *Rafflesia*, *Rhizanthes*, *Sapria* редуцируется гомогенная эктэкзина и снаружи оказываются ламеллы эндэкзины. У более древних ламеллы располагаются в 3—4 слоя, а у специализированных видов формируются 2 слоя ламелл. Дистальная борозда сильно укорачивается и переходит в пору. В некоторых случаях образуется своеобразное многопоровое строение пыльцевых зерен.

Самостоятельную линию представляет род *Mitrastemon*, у пыльцевых зерен которого почти полностью редуцируется эктэкзина и нередко при трехпоровом типе пыльцы образуются и многопоровые пыльцевые зерна.

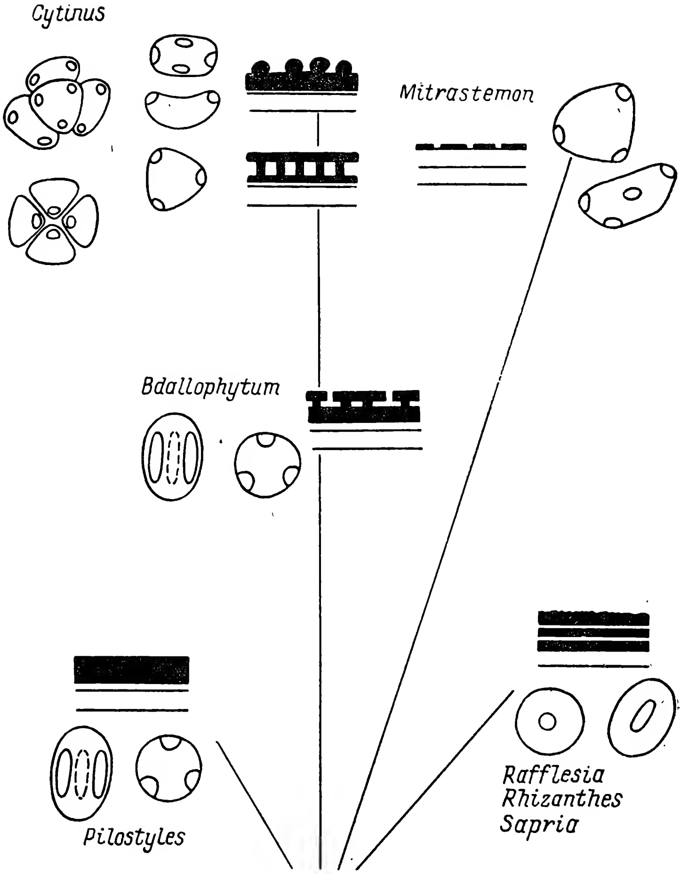
В своей работе об эволюции апертур примитивных покрытосеменных Walker (1974 : 1115) пишет, что *Chloranthaceae* и *Aristolochiaceae* представляют собой уникальный случай происхождения многобороздных и многопоровых пыльцевых зерен непосредственно из однобороздных, минуя стадию трехбороздных. Как показывают наши данные, раффлезиевые также являются ярким примером непосредственного происхождения многопоровых пыльцевых зерен из дистально-однобороздных типа *Rafflesia*. У раффлезиевых в качестве боковой линии мы наблюдали также трехбороздные пыльцевые зерна, которые, однако, не являются в данном случае промежуточной ступенью между однобороздными и многопоровыми (см. рисунок).

Наличие у некоторых раффлезиевых дистальных апертур и примитивной гомогенной эктэкзины подтверждает мнение тех авторов, которые сближают их с семействами подкласса *Magnoliidae*, в частности с сем. *Aristolochiaceae*. Среди двудольных дистально-апертурные пыльцевые зерна встречаются только в пределах подкласса *Magnoliidae*, у всех же остальных подклассов они меридионально-бороздные или производные от меридионально-бороздных.

Наши данные приводят также к выводу о необходимости подразделения *Rafflesiaceae* s. l. на несколько более естественных семейств, что на основании морфологических признаков было уже давно сделано другими авторами. Система раффлезиевых нам представляется в следующем виде:

1. *Rafflesiaceae* Dumortier 1829 (*Rafflesia*, *Rhizanthes*, *Sapria*).

Пыльцевые зерна однобороздные или однопоровые, одиночные, скульптура извилисто-складчатая или складчато-бугорчатая, экзина ламеллятная или гомогенная эктэкзина и ламеллятная эндэкзина; характерно наличие наружной периноподобной оболочки. Цветки одиночные, крупные, однополые или обоеполые (*Rhizanthes*). Завязь верхняя. Семязачатки анатропные, унитегмальные.



Взаимоотношения между родами сем. *Rafflesiaceae* s. l. на основе палиноморфологических признаков.

Это семейство относительно наиболее примитивное (особенно род *Rhizanthes*), но и как остальные семейства очень гетеробатмично.

2. *Apodanthaceae* Van Tieghem 1898 (*Apodanthes*, *Pilostyles*).

Пыльцевые зерна 3-бороздные, одиночные, скульптура гладкая, экзина двуслойная, эктэкзина гомогенная и ламеллятная эндэкзина. Цветки одиночные, мелкие, однополые. Завязь полунижняя или нижняя. Семязачатки анатропные, битегмальные.

3. *Cytinaceae* Brongniart 1824 (*Cytinus*, *Bdallophytum*).

Пыльцевые зерна 2-, 3- и многопоровые, 3-бороздные, одиночные и в тетрадах, скульптура от сетчатой до ямчато-бугорчатой, экзина колумеллятная. Цветки обычно в соцветиях, обычно однополые, средних размеров. Завязь нижняя. Семязачатки ортотропные, унитегмальные.

4. *Mitrastemonaceae* Makino 1911 (*Mitrastemon*).

Пыльцевые зерна 3-поровые, одиночные, скульптура гладкая, эктэкзина значительно редуцирована и представлена отдельными бугорками. Цветки одиночные, средних размеров, обоеполые. Завязь верхняя. Семязачатки анатропные, унитегмальные.

Был изучен следующий материал:

Rafflesia arnoldii R. Br., West Sumatra, near Bukittingi, W. Meijer 16 016 d (фиксированные тычинки от W. Meijer); Sumatra, T. S. Raffles s. n. (тычинки из гербария BM получены от C. Jeffrey); *R. arnoldii* R. Br. subsp. *crockeri* Meijer, Malaysia, Crockerrange, Sabah, SAND 93 266 (фиксированные тычинки от W. Meijer).

R. cumingii R. Br., Philippines, Samar, H. Cuming s. n. (BM).

R. hasseltii Suringer, Malaya, Kampung Lasah, 10 miles N of Sungei Siput

(Kuala Kangsar area), W. Meijer 17 024 a (фиксированные тычинки получены от B. C. Stone).

R. manillana Teschem., Mount. Maguiling, Laguna prov. Luzon, Merill 535 (BM).

R. patma Blume, Sumatra, near Semangko River, Lampongs, Witkamp s. n. (фиксированные тычинки от W. Meijer); Индонезия, точное место сбора и коллектор неизвестны (фиксированные цветки из Музея Ботанического института АН СССР им. В. Л. Комарова получены от Э. С. Терехина).

R. rochussenii Teijsm., West Java, no further data, dupl. from Bogor (фиксированные тычинки от W. Meijer).

R. tuan-mudae Becc., West Kalimantan, 1933-34, Heyting s. n. (фиксированные тычинки от W. Meijer).

Rhizanthes lowii (Becc.) Harms, Sarawak, Richards 1106 (фиксированные тычинки от P. S. Green); Java, Sarak, Zollinger 3457 (LE).

R. zippelii Blume, West Sumatra, Ulu Gadut near Padang, W. Meijer 17 009 (фиксированный цветок от W. Meijer).

Sapria himalayana Griff., Thailand, Bensekom 3715 (тычинки из гербария от P. S. Green).

Cytinus ruber (Fourr.) Komarov, Грузинская ССР, мыс Пицунда, А. А. Колаковский s. n. (фиксированные цветки); Canary Islands, Tenerife, near Agu a Manza, C. Jarvis 494 (BM).

C. hypocistis L., Cannes, Heilmann et de Maupassant s. n. (LE); Spain, A. H. Wolley-Dod 1690 (KEW); Marocco, dame Alice and miss Godman 264 (BM); Marocco, M. P. K. Lambert 101 (BM); Algeriensis, S. Choulette 380 (BM); Marocco, T. Djebel Mousa 51126 (BM); Algerie, Foret de Sidi-Ferruch, A. Dubuis et L. Faurel 1203 (KEW); Canaries, E. Bourgeau 1015 (BM); Graecum, Insula Ikaria (Nikaria), K. H. Rechinger 4271 (BM); Canaries, E. Bourgeau 429 (P); Palma, Barranco del Rio, C. J. Pilard s. n. (P).

C. baronii Baker f., N. W. Madagascar, R. Baron 5320 (KEW); Madagascar, M. H. Pertier de la Bâthie 2076 (P).

C. sanguineus (Thunb.) Harms in arenosis dunarum Capensium pone Kuilsrivier coll. n. s. n. (LE).

C. glandulosus Jumelle, Madagascar, H. Humbert 18 282 (P).

C. dioicus Juss., Africa, Cape Div., F. M. Leighton 1804 (тычинки из гербария от J. F. M. Cannon); S. Africa, Cape Colony, Middle-bury, Gilplan 5571 (тычинки из гербария от D. Philcox); Austr.-Occidentalis, iter Cape Tocow et Tugerbert, coll. n. 9284 (KEW).

Bdallophytum andrieuxii Eichl., Mexico, Michoacan, B. Hinton 12 009 (тычинки из гербария BM от J. F. M. Cannon).

B. oxylepis (Robins.) Harms, Mexico, near Zapatlan, C. G. Pringle 4373 (LE, P).

Mitrastemon yamamotoi Makino, Japan, Yakushima Anbo, M. Togashi 7315 (LE); N. Quinea, Hartley 12 100 (KEW); Japan, Kiushu, Satsumagun, coll. n. s. n. (KYO); Japan, pref. Satonma, coll. n. s. n. (KYO).

Pilostyles berteri Guill., Chili (Guillota), D. Bertero s. n. (P.).

P. blanchetii R. Br., Brasilia, coll. n. 6563 (LE).

P. inghae (Karst.) Hook. f., Brasilia, Glazion 22 027 (LE); Brasil, E. Ule 376 (P).

P. caulotretii (Karst.) Hook. f., Venesuela, Palmer, Barsten s. n. (LE).

P. haussknechtii Boiss., Kurdistan, in montibus Avroman et Schahu, C. Haussknecht s. n. (LE).

P. mexicana (Brandegee) Rose, Mexica, state Veracruz, C. A. Purpus 2207 (P).

ЛИТЕРАТУРА

Гоби Х. Я. Обозрение системы растений. Петроград, 1916. 63 с. — Жизнь растений / Под ред. А. Л. Тахтаджяна, т. V (1), 1980, с. 177—182. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Тахтаджян А. Л., Н. Р. Мейер.* К морфологии пыльцевых зерен семейства *Hydnoraceae* в связи с его систематическим положением. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 12, с. 1774—1777. — *Agardh J. G.* Theoria systematis plantarum. Lindae, 1858. 404 p. — *Baillon H.* Histoire des plantes, t. 9. Paris, 1888. N 72—87. 491 p. — *Bartling F. G.* Ordines naturales plantarum. Gottingae, 1830. 498 p. — *Brong-*

niart M. A. Enumération des genres de plantes. Paris, 1843. 136 p. — *Brongniart M. A.* Observations sur genres *Cytinus* et *Nepenthes.* — Ann. Sci. Nat., 1824, t. 1, p. 29—52. — *Cronquist A.* The evolution and classification of flowering plants. Boston, 1968. 396 p. — Cronquist A. An intergrated system of classification for flowering plants. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1981. 1262 p. — *Dahlgren R. M. T.* A system of classification of the angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. — Bot. Not., 1975, vol. 128, N 1, p. 119—197. — *Dahlgren R. M. T.* A revised system of classification of the angiosperms. — Bot. J. Linn. Soc., 1980, vol. 80, N 2, p. 91—124. — *Dumortier B. C. J.* Analyse des plantes. Tournay, 1829. 104 p. — *Erdtman G.* An introduction to pollen analysis. Waltham. Mass., 1943. 239 p. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p. — *Gundersen A.* Families of Dicotyledons. Chronica Botanica Co. Waltham, Mass., 1950. 237 p. — *Hallier H.* Provisional scheme of the natural (phylogenetic) system of flowering plants. — New Phytol., 1905, vol. 4, p. 157—162. — *Hallier H.* Über Juliania, eine Terebinthaceen — Gattung mit Cupula und die wahren Stammeltern der kätschenblütler. Dresden, 1908. 210 S. — *Hallier H.* L'origine et le systéme phylétique des Angiosperms exposés á l'aide de leur arbre généalogique. — Arch. Néérl., sér. II, B (Sci. Nat.), 1912, vol. 3, N 1, p. 146—234. — *Hansen B., Straka H. Rafflesiaceae.* Palynologia Madagassica et Mascarenica. Fam. 61—64. — Pollen et Sporen, 1978, vol. 20, N 1, p. 157—166. — *Harms H.* Rafflesiaceae. — In: *Engler A., Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Leipzig, 1935, Bd 16b, S. 243—288. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. London. Macmillan Co. 1926. 328 p. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. I. 2 ed. Oxford.: Clarendon Press, 1959. 510 p. — *Ikuse M.* Pollen grains of Japan. Tokyo: Hirokawa Publishing Co., 1956. 303 p. — *Lotsy J. P.* Vortrage über botanische Stemmesgeschichte. Jena, 1911. Bd 3, Teil 1. Cormophyta Siphonogamia. 1055 S. — *Makino T.* Observation of the flora of Japan. — Bot. Mag., 1911, vol. 25, N 299, p. 252—257. — *Melchior H. Rafflesiaceae.* — In: *A. Engler's* Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin—Nikolassee. Gebrüder Borntraege, 1964, Bd. II, p. 153—155. — *Rendle H. B.* The classification of flowering plants. II. 2 ed. Cambridge: Univ. Press., 1938. 640 p. — *Solms-Laubach H. Rafflesiaceae.* — In: *Engler A.* Das Pflanzenreich. IV. 1901, Hf 5, S. 1—19. — *Van Tieghem Ph.* Elements de Botanique. 3 ed. Paris, 1898. 468 p. — *Walker J. W.* Aperture evolution in the pollen of primitive angiosperms. — Amer. Journ. Bot., 1974, vol. 61, N 10, p. 1112—1137. — *Wettstein R.* Handbuch der systematischen Botanik. 3. Aufl. Leipzig, 1924. 1018 S. — *Zinderen Bakker E. M., van.* South African pollen grains and spores. 1. Amsterdam, Cape Town, 1953. 88 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.
Московский государственный университет.

Получено 16 X 1984.

SUMMARY

Rafflesiaceae sensu lato is a heterogenous group, both macromorphologically and palynologically. The aim of this study was to consider the comparative pollen morphology of the group in relation to its classification.

Pollen of 25 species from 7 genera was examined by light microscopy, scanning electron microscopy, and a selected group in transmission electron microscopy. Pollen samples were obtained from the Herbarium of Komarov Botanical Institute (Leningrad), from herbarium specimens sent on loan from several major herbaria, and from pickled flowers or separate stamens kindly sent by colleagues.

The pollen diversity in the *Rafflesiaceae* sensu lato is very great consisting of grains of primitive, transitional, and advanced types. Distinct types of aperture structure, pollen wall architecture and sculpturing can be recognized. The relatively most primitive pollen of *Rafflesia*, *Rhizanthes* and *Sapria* is monocolpate (unisulcate) or monoporate (ulcerate) with lamellate endexine, gyroso—plicate (in *Rafflesia rochussenii* almost tuberculate) sculpturing, and a perinium—like additional supraexine layer of unknown ontogeny. The ektexine in *Rafflesia arnoldii* is atectate, which appears to be a primitive character. The pollen of *Cytinus* is 2—, 3—, or 4—porate. On some pollen grains of *Cytinus* one can see both pores and rugae or even pores and colpae. Pollen grains of *Mitrastemon* are characterized by a considerable reduction of ektexine, which is represented only by separate tubercula on the surface of the lamellate endexine. Pollen grains of *Pilostyles* are 3—colpate, atectate, and psilate.

Palynological study supports the views of Lindley (1836), Van Tieghem (1898) and Makino (1911) who on the basis of other morphological data recognize several segregate families from *Rafflesiaceae*. These families are: *Rafflesiaceae* Dumortier sensu stricto (*Rafflesia*, *Rhizanthes*, *Sapria*), *Apodanthaceae* Van Tieghem (*Apodanthes*, *Pilostyles*), *Cytinaceae* Lindley (*Cytinus*, *Bdalophytum*), and *Mitrastemonaceae* Makino (*Mitrastemon*).

УДК 582 : 581.4 : 582.998

Р. К. Аскерова

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ МАКРОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ И КАРИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПОДСЕМЕЙСТВА *CICHORIOIDEAE* (*ASTERACEAE*)

R. K. ASKEROVA. TAXONOMIC SIGNIFICANCE OF SOME MACROMORPHOLOGICAL AND CARYOLOGICAL CHARACTERS IN THE SUBFAMILY *CICHORIOIDEAE* (*ASTERACEAE*)

Рассмотрены морфологические признаки вегетативных и генеративных органов представителей подсем. *Cichorioideae* сем. *Asteraceae*, изученных с целью выявления их таксономического значения. Наиболее ценными дополнительными диагностическими признаками различий триб, предложенных нами в предыдущих публикациях на основании палиноморфологии, являются форма семядолей проростков, характер жилкования листьев, направление и темпы морфологической эволюции отдельных органов листа, цветка, семянок.

На основании комплекса признаков морфологии пыльцы мы внесли изменения в систему цикориевых (Аскерова, 1976, 1982). Предложено было делить подсемейство не на одну, а на три трибы — *Scolymeae* (Less.) Askerova, *Cichorieae* Spreng. s. str., *Scorzonereae* D. Don emend. Askerova, принять трибу *Cichorieae* в узком объеме, сохранив в ней (впредь до более подробной детализации системы) подтрибы и эволюционные линии (в понимании G. Stebbins, 1953).

В настоящей статье для более полной характеристики триб и выявления дополнительных признаков различий между ними рассмотрены некоторые морфологические особенности вегетативных и генеративных органов представителей подсемейства.

Цикориевые — это преимущественно травянистые растения, и очень небольшое число из них — полукустарнички, кустарнички и древовидные формы.

Монотипная триба *Scolymeae* представлена одно-, дву- и многолетними травами.

В трибе *Cichorieae* преобладают травянистые растения. У 5 родов (*Tolpis*, *Launaea*, *Atalanthus*, *Lactuca*, *Scariola*), принадлежащих к различным эволюционным линиям развития трибы, единичные виды являются кустарничками или полукустарничками. Представители одного рода — *Dendroseris* — древовидная форма. Травянистые жизненные формы в трибе имеют многолетние и однолетние растения, причем число однолетних родов преобладает. Из 65 исследованных нами травянистых родов 26 являются однолетниками, 20 — включают однолетники и многолетники и лишь 19 родов представлены только многолетниками. По числу видов преобладают многолетники, это виды родов *Taraxacum*, *Cicerbita*, *Prenanthes*, *Hieracium*. Биоморфологический состав многолетних травянистых цикориевых довольно пестрый. У многолетних трав трибы *Cichorieae* две основные формы: стержнекорневая и корневищная, где каждая из них образует свои модификации. Для стержнекорневых отмечены формы, образующие каудексы (род *Crepis*) или клубневидные утолщения (*Cephalorrynchus*). Корневищные растения образуют ползучие побеги, достигающие различной длины, иногда с клубневидными утолщениями (*Calycocorsus*) или чаще — побеги розеточные (*Hieracium*).

В трибе *Scorzonereae*, несмотря на малочисленность родов, отмечено не меньшее разнообразие жизненных форм. Из 7 родов, входящих в эту трибу, род

Scorzonera состоит из полукустарничков и трав, роды *Tragopogon* и *Catananche* включают однолетние и многолетние травы, а остальные 4 рода — однолетники. Морфологический ряд биоморф многолетних трав в этой трибе также представлен различными модификациями стержнекорневой и корневищной форм; наиболее часто здесь образуются клубневые утолщения (*Scorzonera*, *Tragopogon*). Некоторые виды рода *Scorzonera* образуют дерновинки, возможно, представляющие переходную стадию стержнекорневых к корневищным.

Таким образом, эволюция травянистых жизненных форм в трибах протекала параллельно в двух основных направлениях: по пути трансформации многолетних форм в однолетние и многолетних стрежнекорневых — в многолетние корневищные. Образование многолетних форм часто сопровождалось качественными изменениями этих растений, соответствующими родовому уровню. В этой связи трансформацию многолетних растений в однолетние можно рассматривать как один из путей образования рода. Так, например, монотипный однолетний род *Arnoseris* является производным рода *Tolpis*, включавшим как одно, так и многолетние виды.

Для большинства цикориевых характерно образование ветвистых или простых, но более или менее олиственных стеблей, однако независимо от степени олиственности стебля все роды цикориевых постоянно образуют прикорневые, часто рано засыхающие листья. Несколько реже у родов трибы *Cichorieae* формируются цветоносные стрелки, почти лишенные листьев. Цветоносные стрелки могут быть в числе 1—3 (*Taraxacum*, *Aposeris*, *Leontodon*) или их несколько больше (*Arnoseris*, *Lagoseris*). В трибе *Scorzonereae* цветоносные стрелки имеют некоторые виды рода *Scorzonera* (*S. filifolia*).

Из вегетативных органов особенно большим разнообразием выделяются листья. Они могут меняться по форме: от линейно-ланцетных до обратнояйцевидных; по краю пластинки — от цельнокрайных до перисто-рассеченных; по черешку (по его форме и длине) — от ясно черешковых до сидячих, стеблеобъемлющих. Подобного рода изменчивость обычно проявляется в пределах как рода, так и вида, вследствие чего признаки листа в систематике цикориевых обычно мало учитываются. Тем не менее именно особенности листьев обнаруживают признаки, имеющие существенное диагностическое значение при разграничении триб. Листья у единственного рода трибы *Scolymeae* очень колючие и низбегающие на стебли. Каждый из этих признаков в отдельности встречается и у родов трибы *Cichorieae*. Колючие листья образуются, хотя не столь явственно, например у представителей рода *Sonchus* и у некоторых близких к нему родов. Низбегающие листья имеют виды рода *Scariola*. Но одновременное присутствие этих признаков характерно только для представителей трибы *Scolymeae* — рода *Scolymus*. Варьирование листьев у цикориевых широко распространено у родов трибы *Cichorieae*, тогда как в трибе *Scorzonereae* у листьев изменяется лишь ширина листовой пластинки, другие ее признаки у всех родов остаются почти постоянными (она злаковидна, бесчерешковая). Только у некоторых видов рода *Scorzonera* листья обнаруживают изменчивость: продолговатые до яйцевидных (*S. ovata*, *S. papposa* и др.), пильчато-зубчатые (*S. filifolia*) или перисто-рассеченные (виды подрода *Podospermum*, *S. brevicaulis*).

Виды родов, относящиеся к трибам *Scolymeae* и *Cichorieae*, имеют обычный для двудольных растений сетчатый тип жилкования. В отличие от них листья всех родов трибы *Scozonereae* — с параллельно дуговидными жилками. Исключение составляют листья некоторых видов рода *Scorzonera* (*S. papposa*, *S. ovata*, *S. bicolor*), имеющих на первый взгляд сетчатое жилкование. Однако изучение этих листьев показывает, что сходство их с подлинно сетчатым жилкованием лишь кажущееся, так как в отличие от последних они сохраняют несколько главных, восходящих от основания листа жилок, которые, в различной степени разветвляясь, создают сетчатую форму жилкования. Сетчатое жилкование листьев у однодольных растений многие ботаники (Имс, 1964; Проханов, 1974) также рассматривают лишь как внешнее сходство, конвергентное сетчатому жилкованию листьев двудольных, от которых они отличаются именно тем, что основу сетки составляют несколько главных жилок (Хохряков, 1975). Мы считаем, что образование у некоторых видов рода *Scorzonera* листьев с сетчатовидным жилкованием является результатом дальнейшей эволюции параллельно дуговидного типа жилкования и имеет прогрессивное приспособительное значение. Интересно отметить, что виды рода *Scorzonera* с сетчатовидным жилкованием листьев относятся к секциям (*Papposa*, *Incisae*), которые и по некоторым другим признакам (строение пыльцы, образование перисто-рассеченных листьев, клубневидные утолщения) являются эволюционно более продвинутыми.

Остановимся теперь на особенностях проростков, филогенетическое и систематическое значение которых отмечали многие исследователи. Французский исследователь L. Dufour (1907), изучивший проростки представителей родов цикориевых, пришел к заключению, что по строению семядолей они могут быть разделены на две группы. У представителей одной группы родов семядоли более или менее широкоовальной формы, небольшого размера, около 20 мм дл.; у другой — семядоли сильно вытянутые, линейные, свыше 50 мм дл., 2—3 мм шир. Все роды, указанные в первой группе, относятся к трибе *Cichorieae* (*Cichorium*, *Lactuca*, *Sonchus*, *Crepis*, *Taraxacum*, *Hieracium* и др.). Во второй группе — роды, которые мы относим к трибе *Scorzonereae* (*Scorzonera*, *Tragopogon*, *Geropogon*). Проростки представителей рода *Koelpinia* (*K. linearis*), перенесенного нами на основании палинологических данных в трибу *Scorzonereae*, также имеют форму семядолей, свойственную этой второй группе (Васильченко, 1965).

Для цикориевых, как и всего сем. *Asteraceae*, характерная форма соцветия — корзинка. В работах некоторых авторов (Поляков, 1967) соцветия представителей таких родов, как *Koelpinia*, *Scariola*, *Carhadiolus* и других, не определяются как корзинка. При детальном обследовании строения соцветия указанных родов оказалось, что они не имеют расширенного цветоложа — основного атрибута соцветия корзинка, но внешне похожи на нее. Мы полагаем, что образование у цикориевых (как и у остальных сложноцветных) форм соцветий, не полностью соответствующих понятию «корзинка», вполне закономерно. Процесс формирования современного типа корзинки проходил через ряд переходных этапов, которые могли сохраниться, и там, где они сохранились, они представляют собой примитивные варианты корзинки. Таковыми являются корзинки упомянутых выше родов (*Koelpinia* и др.). На прохождение соцветием цикориевых в процессе формирования ряда ступеней указывает E. Leppik (1970, 1977), который в строении корзинок (как язычковых, так и трубкоцветных) выделяет эволюционные уровни, соответствующие этапам развития одиночного цветка.

Из всех частей соцветия у цикориевых большое таксономическое значение имеют признаки цветоложа. По общей форме оно обычно плоское (у представителей рода *Scolymus* — коническое). Поверхность цветоложа в зависимости от формы прикрепления цветка может быть разной: ямчатой, ячеистой, гладкой. Основные различия его у разных родов заключаются в присутствии или отсутствии прицветников и в форме последних. У сложноцветных этим признакам как систематическим особенно большое место отводили ботаники прошлого века. Число родов цикориевых, имеющих прицветники, немногочисленно. У цикориевых отмечены кожистые (кожисто-хрящевидные) (*Scolymus*)-пленчатые (*Pinaroppapus*, *Hymenonema*, *Rodigia*, *Hypochaeris*, *Achyrophorus*), и щетинистые (*Lagoseris*, *Catananche*, *Koelpinia*) прицветники. Кроме того, на цветоложе у некоторых родов имеются состоящие из пленок и волосков различные образования: зубчатые (*Cichorium*), бахромчатые (*Crepis*), реснитчатые (*Hieracium*), ворсинчатые (*Geropogon*), видимо, являющиеся остатками редуцированных прицветников. Большинство же современных цикориевых имеет голое цветоложе. Из отмеченных типов цветоложе с пленчатыми прицветниками является первичным; щетинистые, кожистые и другие упомянутые выше образования на цветоложе — различные модификации пленчатых прицветников. Основной путь эволюции прицветников идет в направлении полного исчезновения. Кожистые прицветники имеются в трибе *Scolymeae*, пленчатые и щетинистые — в трибе *Cichorieae*, в родах, относящихся к различным систематическим группам Старого и Нового Света. У представителей трибы *Scorzonereae* образуются лишь щетинистые прицветники. Таким образом, форма и направление развития прицветников у цикориевых имеют таксономическое значение, которое проявляется на уровне не только родов, но и триб.

Из особенностей строения цветка большое диагностическое значение, по мнению Stebbins (1953) и С. Jeffrey (1966), имеют размеры ветвей столбика. Stebbins рассматривает этот признак как один из показателей различий родов Нового и Старого Света. Однако таксономическое значение данного признака весьма относительно. Короткие ветви столбика Stebbins считает характерным для родов Нового Света, но здесь встречаются роды (*Pinaropappus*, *Lygodesmia*) и с длинными ветвями столбика, а у представителей рода *Dendroseris* образуются столбики с ветвями разных размеров, в странах же Старого Света, где преобладают растения с длинными ветвями столбика, представители родов *Scolymus* и *Koelpinia* имеют укороченные ветви столбика. Jeffrey использовал этот признак при характеристике групп и подгрупп в предложенной им классификации.

Очень разнообразны в морфологическом отношении семянки. В некоторых публикациях по цикориевым сделаны попытки построить ключ родов по признакам семянок (Войтенко, 1964; Singh e. a., 1972). Различия в строении семянок у представителей надродовых таксонов цикориевых не обнаруживаются, но в формировании морфологических особенностей семянок имеются некоторые общие, заслуживающие внимания закономерности. Семянкам цикориевых в отличие от остальных сложноцветных свойственно образование «носиков». Они имеются не у всех родов, и образование их приурочено к определенным таксонам. В трибе *Cichorieae*, например, в эволюционных линиях *Launeae*, *Hieracium* (подтриба *Crepidinae*) и в подтрибах *Dendroseridinae*, *Stephanomeriinae* они совсем отсутствуют; не образуются они и в трибе *Scolymeae*. В трибе *Scorzonereae* в родах *Catananche*, *Epilasia*, *Scorzonera*, где ряд признаков, в частности пыльца, указывает на их древность, также отсутствуют носики, лишь у некоторых видов последнего рода (*S. leptophylla*) семянки несколько сужены в виде носика. Из сказанного следует, что образование носиков как эволюционно более позднее явление развивается параллельно в ряде групп родов.

Вопросы происхождения и эволюции хохолка представителей сем. *Asteraceae* освещались много раз в литературе. В исследованиях ряда авторов (Zohary, 1950; Сенянинова-Корчагина, 1952; Тамамшян, 1956) была не только доказана листовая природа хохолка, но и на примере отдельных родов, в том числе и цикориевых, прослежены различные пути его преобразования и исчезновения. Наиболее распространенной формой хохолка цикориевых является хохолок из простых щетинок, который встречается почти только в трибе *Cichorieae*. У видов трибы *Scolymeae* хохолок из щетинок находится на грани исчезновения и образуется коронковидный хохолок. Коронковидную форму хохолка имеют также представители некоторых родов (*Cichorium*, *Acanthocephalus*) из трибы *Cichorieae*. В трибе *Scorzonereae* хохолки из простых щетинок и пленчатых коронок отсутствуют. Менее частым, но характерным для цикориевых является хохолок из перистых щетинок. Он образуется у видов триб *Cichorieae* (подтрибы *Hypochaerinae* и *Stephanomeriinae*) и *Scorzonereae*. У некоторых родов можно встретить хохолки из ограниченного числа пленок с остистой верхушкой. В трибе *Cichorieae* роды *Hymenonema*, *Microseris* имеют хохолки из 10 пленок, а у рода *Krigia* — из 5 перистых щетинок. В трибе *Scorzonereae* подобный тип хохолка (из 5—7 пленок с простой остью) образуется у видов рода *Catananche*. Наиболее примитивной формой хохолка у цикориевых мы считаем пленчатую, форма хохолка из небольшого числа пленок с изменившимися верхушками, равно как и коронковидная из зубчатых пленок, являются производными некогда целиком пленчатого хохолка.

Продолжительное время в построении системы цикориевых особенностям хохолка отводилось важное место. Лишь Stebbins (1953) правильно оценил значение его как признака, показывающего уровень продвинутости таксона. Разнообразие хохолков связано с образованием у цикориевых различных приспособлений к диссеминации путем анемохории. У некоторых родов цикориевых, где развитие хохолков под воздействием различных причин оказалось подавленным, последние полностью исчезали или изменили форму, что привело к изменению у них и способа распространения семянок. Например, образование у видов рода *Koelpinia* хохолков в виде крючковатых колючек привело к возникновению здесь зоохории.

Коротко остановимся на таксономическом значении некоторых данных кариологии по изучаемому семейству. Кариологическое исследование цикориевых, которое впервые было проведено Stebbins с соавторами (1953) показало, что наиболее часто у цикориевых отмечается x=8 и x=9 и что существует корреляция между размерами хромосом и жизненными формами: хромосомы многолетних растений крупнее таковых однолетних растений. Эта корреляция наблюдается в пределах таких родов, как *Crepis*, *Leontodon*, *Stephanomeria* и др.

В настоящее время числа хромосом для большинства родов сем. *Asteraceae* известны («Хромосомные числа цветковых растений», 1969; Turner, 1977, и др.). Это дает возможность определить границы изменчивости их в пределах подсем. *Cichorioideae*. Основное число хромосом цикориевых колеблется от x=3 до x=11 и x=17. У видов трибы *Cichorieae* отмечены все основные числа хромосом, известные для подсемейства. Полиплоидия наблюдается у многих видов родов *Taraxacum*, *Hieracium* и др. В трибе *Scorzonereae* для большинства родов указываются x=6 и x=7. В недавней публикации Э. Назаровой (1981) эти числа подтверждены и для рода *Koelpinia*. Лишь для рода *Catananche* отмечено x=9. Полиплоидия известна у родов *Scorzonera*, *Tragopogon*, *Koelpinia*. У представителей трибы *Scolymeae* x=10.

Цикориевым, как и многим другим сложноцветным, свойственно явление апомиксиса. Наибольшее число апомиктических видов имеют такие широко распространенные и обширные по числу видов роды, как *Taraxacum*, *Hieracium*, включающие только многолетние растения. Апомикты встречаются также у видов родов *Crepis*, *Picris*, *Chondrilla*, *Leontodon*, *Ixeris* (Davis, 1968; Хохлов, 1970; Поддубная-Арнольди, 1976). Все известные апомиктические роды цикориевых относятся к трибе *Cichorieae*. Это позволяет предположить, что явление апомиксиса в трибах *Scolymeae* и *Scorzonereae* отсутствует.

Таким образом, анализ макроморфологических особенностей представителей подсем. *Cichorioideae* выявили новые критерии различия триб. Большую ценность для разграничения триб *Cichorieae* и *Scorzonereae* имеют такие признаки, как характер жилкования листьев и строение семядолей. Обнаружены различия в направлении и в темпах морфологической эволюции отдельных признаков листа, цветка, хохолков у представителей всех трех триб подсемейства. Материалы по кариологии видов подсемейства, которыми мы располагаем, недостаточны для определения их таксономического значения в вопросе разграничения триб. Однако отмеченное в трибе *Scolymeae* x=10, в трибе *Scorzonereae* x=6 и x=7 (кроме рода *Catananche*) и выявленное у видов трибы *Cichorieae* большое разнообразие основных чисел хромосом в некоторой степени характеризуют эти трибы.

В эволюции макроморфологических признаков представителей подсем. *Cichorioideae* обращает на себя внимание разрыв в темпах развития вегетативных и генеративных органов, иными словами, здесь наблюдается ярко выраженное явление гетеробатмии между двумя (соматическим и репродуктивным) частями организма растений. В строении вегетативных органов сохранились черты примитивных покрытосеменных: стержнекорневые жизненные формы, простые листья, розеточное расположение последних и др. Между тем уже само соцветие — корзинка — результат высокой специализации. Этот разрыв в темпах развития проявляется во всех трех трибах.

ЛИТЕРАТУРА

Аскерова Р. К. Система подсемейства *Cichorioideae* семейства *Asteraceae*. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 7, с. 961—963. — *Аскерова Р. К.* Строение пыльцевых зерен подсемейства *Cichorioideae* (*Asteraceae*). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 10, с. 1341—1350. — *Васильченко И. Т.* Определитель всходов сорных растений. Л.: Наука, 1965, *Войтенко В. Ф.* К вопросу о диагностических карпологических признаках в семействе сложноцветных (*Compositae*). — В кн.: Учен. зап. Ульянов. гос. пед. ин-та, 1964, т. 19. вып. 4. — *Имс А.* Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 497 с. — *Назарова Э. А.* Цитосистематическое изучение рода *Koelpinia* Pall. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 12, с. 1755—1758. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 507 с. — *Поляков П. П.* Систематика и происхождение сложноцветных. Алма-Ата: Наука, 1967. 336 с. — *Проханов Я. И.* Класс однодольных,его таксономическая особенность и положение в системе сосудистых растений. — В кн.: Проблемы филогении высших растений. М., 1974, с. 75—103. — *Сенянинова-Корчагина М. В.* О природе нижней завязи у сложноцветных. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1952, т. 57, вып. 4, с. 63—75. — *Тамамшян С. Г.* К вопросу о происхождении папуса (летучки) у семейства астровых (сложноцветных). — Бот. журн., 1956, т. 41, № 5, с. 634—651. — *Хохлов С. С.* Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений. — В кн.: Апомиксис и селекция. М.: Наука, 1970, с. 7—21. —*Хохряков А. П.* Соматическая эволюция однодольных. М.: Наука, 1975. 195 с. — *Хромосомные* числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969. 926 с. — *Davis G. L.* Apomixis in the *Compositae.* — Phytomorphology, 1968, vol. 17, N 1—4, p. 27—277. —*Dufour L. M.* Observations sur les affinites et l'evolution des Cichoraeés. — C. R. Acad. Sci. Paris, 1907, vol. 145, N 2, p. 567—670. — *Jeffrey C.* Notes on *Compositae.* I. The *Cichorieae* in east tropical Africa. — Kew Bul., 1966, vol. 66, N 18, p. 427—486. — *Leppik E. E.* Evolutionary differentiation of the flower head of the *Compositae.* II. Ann. Bot. Fennici., 1970, vol. 7, N 4, p. 325—354. — *Leppik E. E.* The evolution of capitulum types of the *Compositae* in the light of insect-flower interaction. — In: The biology and chemistry of the *Compositae*, vol. 1. London etc., 1977, p. 61—89. — *Singh G.*, *Misri B.*, *Kachroo P.* Achene morphology: an aid to taxonomy of Indian plants. I. *Compositae*, *Liguliferae.* — J. Ind. Bot. Soc., 1972, vol. 51, N 3—4, p. 235—242. — *Stebbins G. L.* A new classification of the tribe *Cichorieae*, family *Compositae.* — Madroño, 1953, vol. 12, p. 65—81. — *Stebbins G. L.*, *Jenkins J. A.*, *Walters M. S.* Chromosome and phylogeny in the *Compositae*, tribe *Cichorieae.* — Univ. Calif. Publ. Bot., 1953, vol. 26, N 6, p. 401—430. — *Strother J. L.* Chromosome studies in western North American *Compositae.* — Amer. J. Bot., 1972, vol. 59, N 3, p. 242—247. — *Turner B. L.* Summary of the biology of the *Compositae.* — In: The biology and chemistry of the *Compositae.* vol. II. London etc., 1977, p. 1105—1119. — *Zohary M.* Evolutionary trends in the fruiting head of *Compositae.* — Evolution, 1950, vol. 4, p. 103—209.

Институт ботаники АН АзССР,
Баку.

Получено 2 VI 1983.

SUMMARY

The results of the study in morphological peculiarities of vegetative and generative organs in the subfamily, carried out to establish distinguishing features between the tribes, are reported. The form of cotyledons, venation character and leaf form, trends and rates of morphologica-evolution of leaves, flower parts and achenes are of taxonomic significance for the delimitation between the tribes.

УДК 581.132 (98)

И. М. Кислюк, Г. А. Шейнина

ИССЛЕДОВАНИЕ ФОТОСИНТЕЗА ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ АРКТИКИ И ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ (С ПРИМЕНЕНИЕМ ПОЛИНОМИАЛЬНОЙ РЕГРЕССИИ)

I. M. KISLYUK, G. A. SHEININA. THE INVESTIGATION OF PHOTOSYNTHESIS IN HERBACEOUS PLANTS OF ARCTIC AND TAIGA ZONE (WITH THE AID OF POLYNOMIAL REGRESSION METHOD)

Исследована температурная зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза листьев 12 видов на о. Врангеля (71° с. ш.) и 10 видов в окрестностях Ленинграда (60° с. ш.). Регрессионный анализ результатов с привлечением полиномов 2—5-го порядков позволил оценить значения оптимальных температур со стандартной погрешностью 0.2—1° С и показал, что температура максимальной интенсивности фотосинтеза при насыщающей концентрации CO_2 и освещенности 70—85 клк у растений Арктики на 1.8—7.5° ниже, чем у родственных растений таежной зоны. Максимальная интенсивность фотосинтеза единицы площади листьев, как правило, выше у растений тундры, что связано с большей поверхностной плотностью и толщиной листовых пластинок.

Основной особенностью фотосинтеза растений холодных областей земного шара является его относительно высокая интенсивность при низких температурах. Значительные величины ассимиляции CO_2 при низких положительных и даже отрицательных температурах отмечались у растений тундр Таймыра (Швецова, 1970; Швецова, Вознесенский, 1970), о. Врангеля (Герасименко, 1973; Герасименко, Заленский, 1973), Канадской Арктики (Hartgerink, Mayo, 1976), Аляски (Tieszen, 1972, 1978). Авторы подчеркивают способность растений Крайнего Севера к активному фотосинтезу в широком диапазоне температур, что наряду с устойчивостью к заморозкам и низким световым компенсационным пунктом обеспечивает в условиях полярного дня достаточно высокую суточную продуктивность фотосинтеза, примерно такую же, как у растений средних широт.

Интенсивный фотосинтез при температурах, характерных для арктического лета, тесно связан с более низкими оптимальными температурами фотосинтеза растений Арктики по сравнению с растениями умеренной зоны, что было показано А. П. Дьяченко (1976, 1978) у мхов и В. И. Пьянковым (1980) у нескольких видов цветковых растений о. Врангеля.

Другой важной особенностью, имеющей адаптивное значение для растений холодных местообитаний, могла бы быть высокая интенсивность фотосинтеза при оптимальных температурах. Сведения об этом противоречивы. По данным С. П. Костычева с соавторами (1930) и J. Warren Wilson (1966), фотосинтез арктических видов ниже, чем у растений умеренных широт. *Picea mariana* на северной границе ареала в Канадской субарктике фотосинтезирует слабее, чем хвойные субальпийского пояса и зоны умеренного климата (Vowinckel e. a., 1975). По определениям Дьяченко (1978), скорость поглощения CO_2 у арктических мезофитов и ксерофитов значительно ниже, чем у представителей этих групп из средней полосы и жарких пустынь. Однако, по мнению В. М. Швецовой и В. Л. Вознесенского (1970), Т. В. Герасименко и О. В. Заленского (1973), среди растений Таймыра и о. Врангеля, так же как и среди растений других климатических зон, встречаются виды как с высокой, так и с низкой интенсивностью фотосинтеза (см. также: Заленский, 1977, 1982). К аналогичным выводам приходят С. К. Назаров (1977), исследовавший фотосинтез травянистых растений о. Вайгач, и L. Tieszen (1978), изучавший фотосинтез растений, доминирующих в тундрах Аляски. По мнению последнего автора, арктические травы не отличаются от растений умеренных широт ни по интенсивности, ни по оптимальной температуре видимого фотосинтеза. Отметим, что во всех этих работах сравнивались результаты, полученные разными авторами на видах, принадлежащих к разным родам и семействам.

Сравнение близких форм — видов одного рода или популяций одного вида из Арктики и из более теплых областей — также не дает однозначного ответа. По Назарову (1977, 1978), арктические экотипы *Caltha palustris* имеют одинаковую, а *Rubus chamaemorus* — несколько сниженную интенсивность фотосинтеза по сравнению с экотипами этих растений из средней полосы. В то же время для популяций *Oxyria digyna* из наиболее холодных местообитаний характерен более интенсивный видимый фотосинтез (Mooney, Billings, 1961). Пьянков также обнаружил более высокую интенсивность фотосинтеза листьев при естественной и насыщающей концентрации CO_2 у трех видов из тундры о. Врангеля по сравнению с родственными видами лесной зоны. М. Д. Васьковский (1983) получил такой же результат при сравнении потенциальной интенсивности фотосинтеза 9 арктических и 9 близких им бореальных видов.

Настоящая работа посвящена анализу причин повышенной интенсивности фотосинтеза арктических растений при низкой температуре. С этой целью были исследованы потенциальная интенсивность фотосинтеза близких (принадлежащих к одним родам) видов травянистых растений Арктики и зоны тайги, ее связь со структурными особенностями листьев и ее температурная зависимость.

Материал и методика

Объектами исследования были 22 вида травянистых растений из естественных местообитаний в арктической тундре (о. Врангеля) и таежной зоне (Ленинград и его окрестности). На о. Врангеля были изучены 12 видов, массово произрастающих на побережье бухты Роджерса (71 ° с. ш.) и являющихся характерными компонентами тундровых сообществ. В Ленинграде (60° с. ш.) были исследованы 10 видов обычных для таежной зоны луговых, болотных и лесных трав, в основном принадлежащих к тем же родам, что и изученные в Арктике растения.

Вегетационный период на о. Врангеля длится 3 месяца (июнь—август); по многолетним данным, средняя температура воздуха в июне 0.4, в июле 2.4, в августе 1.9°, средняя температура вегетационного периода 1.6, абсолютный максимум 18° («Справочник по климату СССР», 1966). Вегетационный период в окрестностях Ленинграда продолжается с апреля по ноябрь, средняя температура воздуха в июне 14.5, июле 17.7, августе 15.7, средняя температура вегетации 10.8, абсолютный максимум 33° (Покровская, Бычкова, 1957). На о. Врангеля работу проводили в 1979 и 1980 гг., в Ленинграде — в 1981, 1982 и 1983 гг.

У однодольных растений в опыт брали среднюю часть пластинки вторых-четвертых (в Арктике) или третьих-шестых (в Ленинграде) листьев (считая сверху). У двудольных исследовали прикорневые листья. Потенциальную интенсивность фотосинтеза определяли радиометрическим методом по включению C^{14} при насыщающей (1—0.3 %) концентрации CO_2 и удельной активности 18.5 МБк/л CO_2 (Вознесенский и др., 1965). Экспозиция в атмосфере $C^{14}O_2$ равнялась 10 мин при заданной температуре, интенсивность света от двух ламп ДРЛ-250 Вт — от 70 до 85 тыс. лк. Листья помещали на сетчатую подложку, температуру их нижней поверхности регистрировали с помощью микроэлектротермометра. Измерение фотосинтеза при каждой температуре от 5 до 45° проводили в 4-кратной повторности.

Толщину листа измеряли на сделанных от руки срезах средних частей пластинок, сырую и сухую массу единицы площади листа — по общепринятой методике. Повторность этих измерений была 10-кратной, после чего результаты усредняли.

Зависимость фотосинтеза от температуры анализировали методом полиномиальной регрессии (Дрейпер, Смит, 1973). Для ЭВМ типа ЕС была разработана программа Полимакс (авторы А. Б. Шейнин [1] и Г. А. Шейнина), позволяющая найти наилучшее приближение этой зависимости в классе полиномов [2] (вплоть до полиномов высоких степеней).

Программа выполняет следующие основные действия: 1) методом наименьших квадратов рассчитывает коэффициенты всех полиномов от первой степени до заданной, оценивает их ошибки и значимость их отличия от нуля по критерию Стьюдента; 2) для оценки качества приближения оценивает множественные коэффициенты корреляции и остаточные дисперсии полиномов; 3) рассчитывает значения полиномов и коридора ошибок; [3] 4) для полиномов от первой до пятой степени вычисляет значения экстремумов и точек перегиба в экспериментальной области, а также их ошибок.

Программа может использоваться для неравноточных измерений, так как в ней предусмотрено введение статистических весов точек.

Получаемая с помощью программы Полимакс информация позволяет выбрать наиболее сглаженную зависимость между функцией и аргументом, оценить ее доверительный коридор [4], а также доверительные интервалы экстремумов и при необходимости точек перегиба. Эти данные в свою очередь помогают оценить достоверность различия экстремумов (в частности температуры максимального фотосинтеза) и любых участков сопоставляемых кривых.

Результаты исследования и обсуждение

Потенциальная интенсивность фотосинтеза листьев исследованных длительновегетирующих растений арктической тундры возрастает от начала вегетации (конец июня) к наиболее благоприятному периоду — середине июля, затем падает в первой половине августа с наступлением регулярных ночных заморозков, вызывающих разрушение хлорофилла и повреждение листьев. Положение температурного оптимума фотосинтеза в течение вегетационного сезона не меняется (рис. 1, *А*). Подобные результаты ранее получили Герасименко (1973) и Tieszen (1978) на других цветковых растениях о. Врангеля и Аляски.

У видов, рано заканчивающих вегетацию, интенсивность фотосинтеза снижается в июле, когда их листья начинают желтеть. Ход температурной зависимости потенциальной интенсивности фотосинтеза у них также остается без изменений (рис. 1, *Б*).

У исследованных луговых, болотных и лесных трав таежной зоны была обнаружена та же закономерность: увеличение потенциальной интенсивности фотосинтеза листьев от весны к лету (июнь—июль), спад в конце августа—сентябре. Подобные изменения интенсивности насыщенного светом видимого фотосинтеза нескольких бореальных трав и кустарничков наблюдала К. Ф. Старостина (1983) в ельнике Калининской обл. Достоверные изменения температурной зависимости потенциальной интенсивности фотосинтеза в течение вегетационного сезона мы не обнаружили (рис. 1, *В*).

Полученные результаты дали материал для сравнения потенциальной интенсивности фотосинтеза и ее температурной зависимости у близких видов растений из естественных местообитаний в тундре и в таежной зоне. Сравнивались температурные кривые, полученные в июле на листьях растений, находящихся в фазах начала плодоношения или созревания семян. Температурная зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза 8 видов на о. Врангеля и 8 видов из окрестностей Ленинграда представлена на рис. 2. Полученные температурные кривые имеют довольно сложную структуру и, как правило, хорошо описываются полиномами третьей-четвертой степеней, реже — второй

---

[1] Авторы благодарят А. Б. Шейнина за помощь.

[2] Полиномами k-той степени называется функция вида: $y = \beta_0 + \beta_1 x + \beta_2 x^2 + \ldots + \beta_k x^k$. Таким образом, полином первой степени — прямая, полином второй степени — парабола и т. д.

[3] Ошибки значений функции в экспериментальных точках.

[4] Значения ошибок, помноженные на коэффициент Стьюдента с заданной доверительной вероятностью.

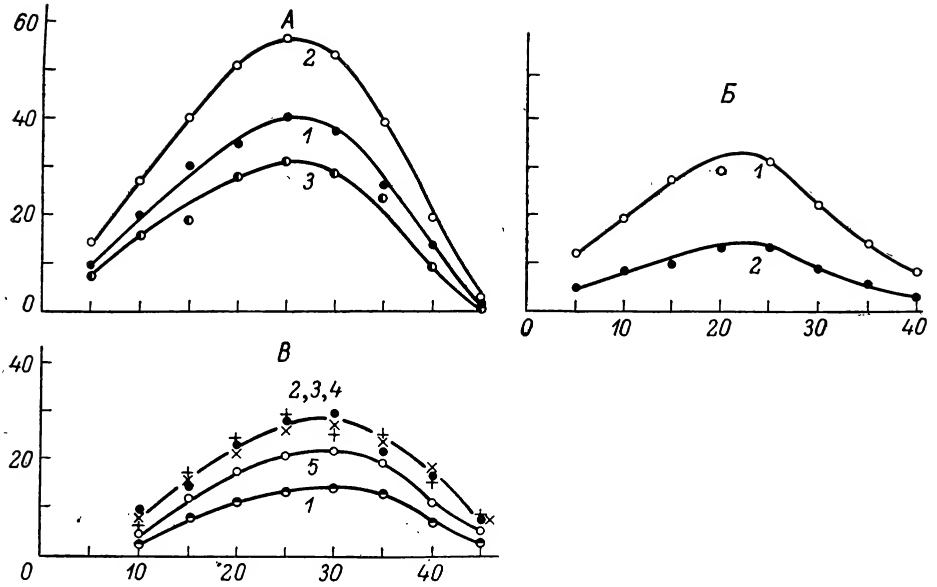


Рис. 1. Температурная зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза листьев *Luzula nivalis* (*А*), *Oxygraphis glacialis* (*Б*) и *Luzula multiflora* (*В*) в разные сроки вегетационного сезона.

А: *1* — 8 VII 1980, *2* — 28 VII 1980, *3* — 14 VIII 1980; *Б*: *1* — 16 VII 1980, *2* — 28 VII 1980; *В*: *1* — 12 V 1983, *2* — 20 VI 1983, *3* — 21 VII 1983, *4* — 10 VIII 1983, *5* — 16 IX 1983. Здесь и на рис. 2: *по оси абсцисс* — температура (°C) 10-минутной экспозиции в газовой среде, содержащей 1—0.3 % CO_2; по *оси ординат* — интенсивность фотосинтеза, мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$.

или пятой степеней. Использование всей информации о каждой кривой (степень полинома, значения его коэффициентов и корреляций между ними, значения ошибок коэффициентов) позволило оценить положение оптимума со стандартной погрешностью 0.2—1 °C (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Температура максимальной интенсивности фотосинтеза листьев растений Арктики и таежной зоны при насыщающей концентрации CO_2 и освещенности 70—85 клк

Виды на о. Врангеля	Температура, °C	Виды в Ленинградской обл.	Температура, °C
Alopecurus alpinus	26.6 ±0.75	*Alopecurus pratensis*	31.2 ±0.33
Arctagrostis arundinacea	21.1 ±1.0	*Dactylis glomerata*	27.2 ±0.91
Bromopsis pumpelliana	18.9 ±0.13	*Bromopsis inermis*	26.2 ±0.40
Festuca brachyphylla	25.9 ±0.63	*Festuca pratensis*	29.6 ±0.71
Poa alpigena	23.7 ±0.52	*Poa pratensis*	31.1 ±0.59
P. arctica	24.1 ±0.62		
Carex lugens	25.7 ±0.42	*Carex acuta*	27.5 ±0.59
Eriophorum scheuchzeri	22.9 ±0.45	*Eriophorum latifolium*	26.9 ±0.11
Luzula nivalis	25.9 ±0.47	*Luzula multiflora*	29.1 ±0.43
Ranunculus pygmaeus	23.6 ±1.0	*Ranunculus acris*	31.1 ±0.66
Oxygraphis glacialis	21.3 ±0.65		
Polemonium boreale	27.4 ±0.36	*Polemonium coeruleum*	34.1 ±0.33

Оказалось, что максимальная интенсивность фотосинтеза листьев при насыщающей концентрации CO_2 и освещенности 70—85 клк у исследованных растений тундры находится в диапазоне 18.9—27.4, у растений бореальной области — 26.2—34.1°. При сравнении видов одного рода удалось установить с надежностью более 0.99, что оптимальная температура потенциальной интенсивности фотосинтеза выше у растений лесной зоны. Наибольшие различия (6.5—7.5°) по этому показателю были обнаружены между бореальными и арктическими (а также гипоарктическими или аркто-альпийскими) видами родов *Poa*, *Bromopsis*, *Ranunculus*, *Polemonium*. На 3.5—4.6° выше оптимальная температура потенциальной интенсивности фотосинтеза листьев у бореальных видов родов *Alopecurus*, *Festuca*, *Eriophorum*, *Luzula* по сравнению с типичными для высоких широт представителями тех же родов. Между *Carex lugens* на о. Врангеля и *C. acuta* в Ленинграде разница в положении температурного оптимума меньше — 1.8°, но и это различие значимо с достоверностью 0.99.

Помимо различий в оптимальных температурах, наблюдается общий сдвиг температурных кривых потенциального фотосинтеза листьев растений Арктики в область более низких температур. Это отчетливо видно при выражении интенсивности фотосинтеза в процентах от максимальной (рис. 3). В наших экспериментах интенсивность фотосинтеза листьев растений на о. Врангеля составляла при 10° от 48 (*Luzula nivalis*) до 82 (*Bromopsis pumpelliana*) % максимальной, при 40° — от 1 (*Bromopsis pumpelliana*) до 60 (*Carex lugens*) % максимальной; интенсивность фотосинтеза листьев растений таежной зоны составляла при 10° от 14 (*Polemonium coeruleum*) до 32 (*Poa pratensis*), а при 40° — от 33 (*Bromopsis inermis*) до 86 (*Polemonium coeruleum*) % максимальной. При сравнении видов одного рода соответствующие различия при суб- и супероптимальных температурах наблюдаются у всех изученных растений, за исключением осоки. Листья *Carex lugens* по сравнению с *C. acuta* имеют относительно более высокий фотосинтез при субоптимальных температурах (при 10° — 52 и 26 % соответственно), но супероптимальные температуры подавляют фотосинтез у обоих видов примерно в одинаковой степени.

Наблюдающиеся у большинства исследованных растений Арктики и бореальной области различия в температурной зависимости фотосинтеза подтверждают существование причинной связи между повышенной функциональной активностью при низких температурах и пониженной устойчивостью к высоким температурам. Сниженную теплоустойчивость фотосинтеза других растений арктической тундры обнаружил Васьковский (1983), исследовавший последействие нагревов при 33—45° на фотосинтез 9 арктических и 9 близких бореальных видов. Ранее такая же закономерность была показана для других функций: теплоустойчивость темнового дыхания листьев (Семихатова и др., 1976), движения протоплазмы и полупроницаемости протоплазматических мембран (Кислюк, Денько, 1976; Denko e. a., 1981) у растений Арктики ниже, чем у растений зоны умеренного климата. По мнению В. Я. Александрова (1975), разная теплоустойчивость физиологических процессов отражает разницу в устойчивости макромолекул. Сниженная термостабильность макромолекул коррелирует с их относительно более высокой конформационной подвижностью, которая способствует функционированию при низких температурах. Возможно, что именно таков молекулярный механизм адаптации обитателей высоких широт к температуре среды, который проявляется, в частности, в латеральном расхождении температурных кривых фотосинтеза арктических и бореальных растений.

Очень существенны различия между видами таежной зоны и Арктики в потенциальной интенсивности фотосинтеза при выражении ее на единицу площади листьев. Интенсивность фотосинтеза при оптимальных температурах, насыщающей концентрации CO_2 и насыщающем (для части видов) либо максимально возможном в наших опытах освещении (85 клк) у растений о. Врангеля колеблется от 31 до 108, у растений Ленинграда — от 22 до 47 мг $CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}$ (табл. 2). При сравнении этих показателей у видов в пределах рода или из относительно близких родов (*Arctagrostis arundinacea* и *Dactylis glomerata*) они в подавляющем большинстве случаев выше у представителей арктической флоры. Одинаковую потенциальную интенсивность фотосинтеза имеют *Ranunculus pigmaeus* и *R. acris*, различия между двумя видами рода *Bromopsis* не достоверны.

Анализ причин повышенной интенсивности фотосинтеза единицы площади листьев растений арктической тундры показал следующее. Потенциальная интенсивность фотосинтеза, рассчитанная на единицу сухой массы листьев, у большинства сравниваемых попарно видов Арктики и таежной зоны не различается. Значительно более высокий фотосинтез при расчете на сухую массу наблюдается у *Alopecurus alpinus* по сравнению с *A. pratensis*, у *Poa alpigena* по

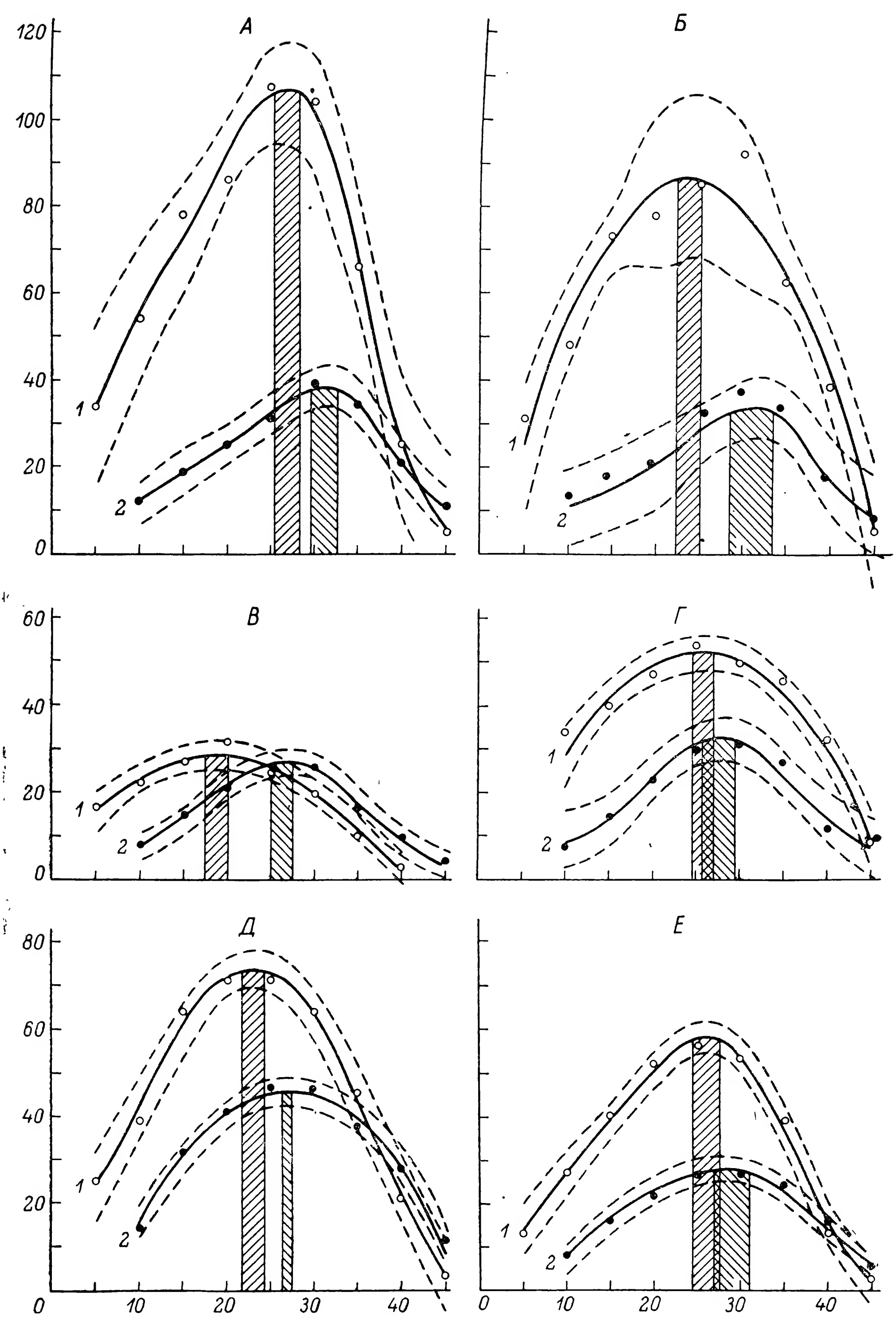


Рис. 2. Температурная зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза листьев растений на о. Врангеля (*1*) и в окрестностях Ленинграда (*2*) в июле.

А: *1* — *Alopecurus alpinus*, *2* — *A. pratensis*; *Б*: *1* — *Poa alpigena*, *2* — *P. pratensis*; *В*: *1* — *Bromopsis pumpelliana*, *2* — *B. inermis*; *Г*: *1* — *Carex lugens*, *2* — *C. acuta*; *Д*: *1* — *Eriophorum scheuchzeri*, *2* — *E. latifolium*; *Е*: *1* — *Luzula nivalis*, *2* — *L. multiflora*; *Ж*: *1* — *Polemonium boreale*, *2* — *P. coeruleum*; *З*: *1* — *Ranunculus pygmaeus*, *2* — *R. acris*. *Штриховыми линиями* показаны 95 %-ные доверительные коридоры значений интенсивности фотосинтеза, *заштрихованные участки* — 95%-ные доверительные интервалы оптимальных температур.

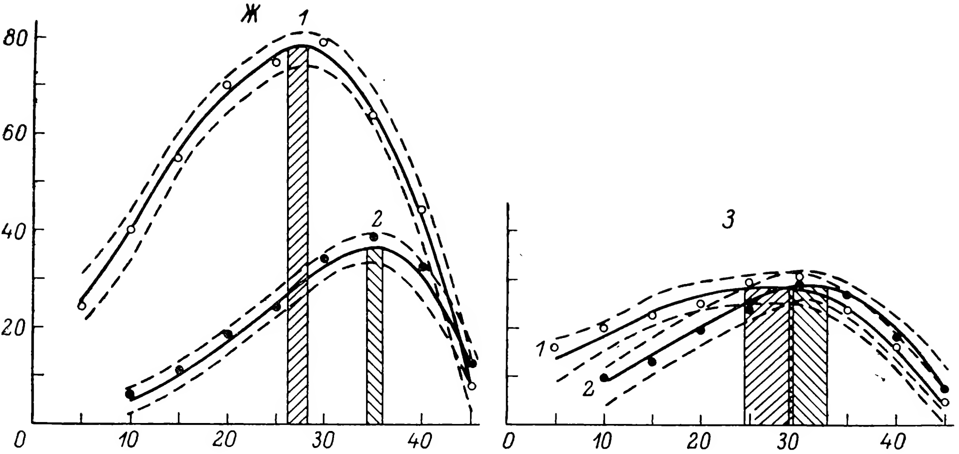


Рис. 2 (*продолжение*).

сравнению с *P. pratensis*, у *Festuca brachyphylla* по сравнению с *F. pratensis* и у *Arctagrostis arundinacea* по сравнению с *Dactylis glomerata* (табл. 2). В то же время, как следует из той же таблицы, у большинства изученных растений о. Врангеля на единицу площади листа приходится больше сухой (и сырой) массы. По нашим наблюдениям, листья цветущих и плодоносящих растений арктической тундры содержат в 1.2—2.3 раза больше сухой массы на единицу площади, чем листья близких видов умеренных широт. Это коррелирует с большей толщиной листовых пластинок растений тундры. Исключения составили два сравниваемых вида лютика: листья *Ranunculus pygmaeus* и *R. acris* не различаются ни по толщине, ни по сухой массе единицы площади.

ТАБЛИЦА 2

Некоторые особенности структуры и фотосинтеза листьев растений Арктики и таежной зоны

Вид	Место произрастания	Сырая масса, г·дм$^{-2}$	Сухая масса, г·дм$^{-2}$	Толщина, мкм	Максимальная интенсивность фотосинтеза, мг CO_2	
					на 1 г сухой массы в час	на 1 дм^2 в час
Alopecurus alpinus	О. Врангеля	3.00 ±0.11	0.80 ±0.03	310 ±12	135 ±13	108 ±7
A. pratensis	Ленинградская обл.	1.64 ±0.12	0.58 ±0.04	195 ±15	67 ±4	39 ±2
Arctagrostis arundinacea	О. Врангеля	1.96 ±0.08	0.48 ±0.03	320 ±10	134 ±12	64 ±6
Dactylis glomerata	Ленинградская обл.	1.44 ±0.11	0.36 ±0.03	210 ±14	82 ±5	30 ±3
Bromopsis pumpelliana	О. Врангеля	1.69 ±0.07	0.44 ±0.02	368 ±12	73 ±6	32 ±3
B. inermis	Ленинградская обл.	1.52 ±0.09	0.37 ±0.01	216 ±10	70 ±5	26 ±3
Festuca brachyphylla	О. Врангеля	—	—	312 ±12	98 ±6	—
F. pratensis	Ленинградская обл.	1.69 ±0.11	0.32 ±0.02	243 ±12	74 ±6	24 ±3
Poa alpigena	О. Врангеля	2.64 ±0.07	0.66 ±0.02	261 ±11	141 ±12	93 ±6
P. arctica	То же	2.11 ±0.09	0.56 ±0.05	324 ±14	90 ±8	50 ±4
P. pratensis	Ленинградская обл.	1.40 ±0.10	0.30 ±0.03	170 ±16	73 ±4	22 ±2
Carex lugens	О. Врангеля	1.85 ±0.05	0.58 ±0.04	180 ±7	92 ±8	54 ±5
C. acuta	Ленинградская обл.	1.43 ±0.08	0.41 ±0.04	160 ±12	76 ±6	31 ±3
Eriophorum scheuchzeri	О. Врангеля	3.18 ±0.12	1.02 ±0.06	—	70 ±4	71 ±4
E. latifolium	Ленинградская обл.	2.90 ±0.12	0.80 ±0.06	—	59 ±4	47 ±3
Luzula nivalis	О. Врангеля	3.01 ±0.07	0.83 ±0.05	181 ±15	67 ±4	56 ±6
L. multiflora	Ленинградская обл.	1.70 ±0.14	0.45 ±0.04	—	59 ±4	27 ±2
Oxygraphis glacialis	О. Врангеля	3.92 ±0.07	0.65 ±0.05	—	65 ±5	42 ±3
Ranunculus pygmaeus	То же	1.88 ±0.04	0.36 ±0.01	230 ±17	86 ±7	31 ±3
R. acris	Ленинградская обл.	1.57 ±0.09	0.35 ±0.04	240 ±15	85 ±7	30 ±3
Polemonium boreale	О. Врангеля	5.50 ±0.10	0.93 ±0.01	530 ±10	90 ±7	84 ±6
P. coeruleum	Ленинградская обл.	2.00 ±0.14	0.40 ±0.11	369 ±10	84 ±7	45 ±3

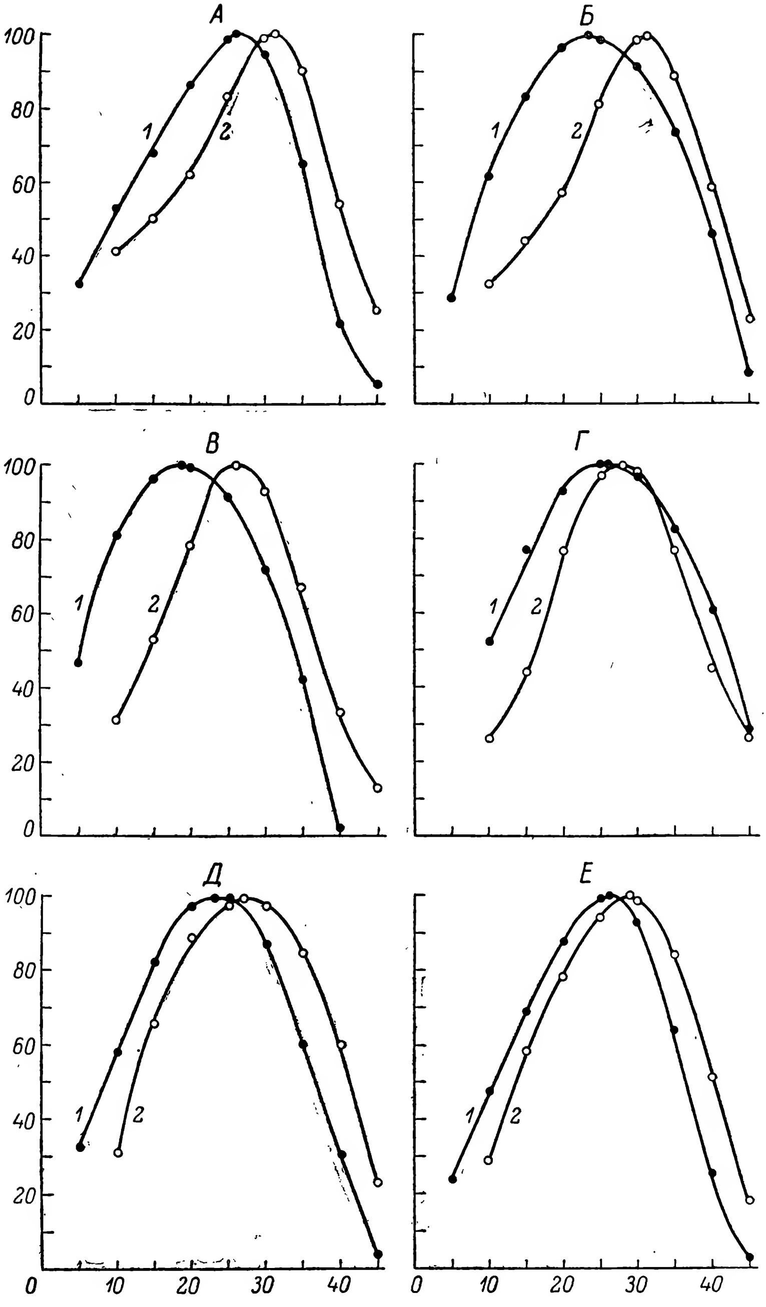


Рис. 3. Температурная зависимость интенсивности фотосинтеза листьев растений о. Врангеля (*1*) и окрестностей Ленинграда (*2*).

А—З — то же, что на рис. 2. *По оси абсцисс* — температура 10-минутной экспозиции в $C^{14}O_2$, °C; *по оси ординат* — интенсивность фотосинтеза (в процентах от максимальной).

Повышенная толщина листьев растений на Крайнем Севере отмечается морфологами и связывается с крупноклеточностью мезофилла, его рыхлостью и большими воздухоносными полостями (см.: Дервиз-Соколова, 1981). Среди изученных нами растений о. Врангеля крупные воздухоносные полости имеют листья *Eriophorum scheuchzeri*. У остальных видов арктической тундры утолщение листовых пластинок объясняется бо́льшим числом слоев клеток мезофилла, которые часто крупнее, чем у бореальных видов и, как правило, плотно сомкнуты. Наши наблюдения подтверждают результаты В. В. Вихиревой-Васильковой (1964, 1966, 1972), исследовавшей структуры листьев растений в тундрах

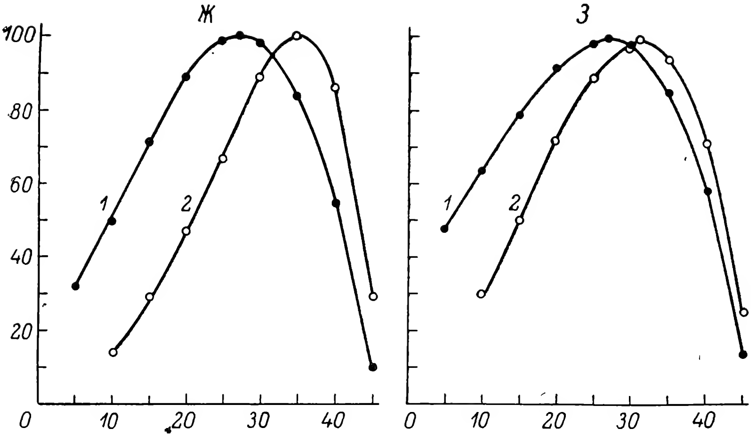


Рис. 3 (*продолжение*).

Таймыра и Якутии, а также данные сравнительного морфометрического изучения Л. С. Буболо (1984) листьев нескольких видов с о. Врангеля и из-под Ленинграда.

В листьях растений тундры, как правило, слабее развита механическая ткань (Вихирева-Василькова, 1966; Tieszen, 1978; Дервиз-Соколова, 1981) и по крайней мере для некоторых из них доказана бо́льшая насыщенность клеток мезофилла цитоплазмой и органоидами (Мирославов, Буболо, 1980; Буболо, 1984). Эти особенности структуры в значительной степени объясняют более высокую потенциальную интенсивность фотосинтеза, приходящуюся на единицу сухой массы листа, которую мы отметили у арктических представителей родов *Alopecurus*, *Festuca* и *Poa* (*P. alpigena*) по сравнению с бореальными.

Из данных, приведенных в табл. 2, следует, что высокая потенциальная интенсивность фотосинтеза, рассчитанная на единицу площади, у растений о. Врангеля в основном объясняется большей поверхностной плотностью их листьев по сравнению с листьями растений таежной зоны. Высокая интенсивность фотосинтеза, а также сдвиг всей температурной кривой в область низких температур приводят к тому, что растения тундры при 5° (среднесуточная температура воздуха на уровне травостоя в тундре о. Врангеля в июле) могут фотосинтезировать так же интенсивно, как растения таежной зоны при 12, 15 и даже (виды родов *Alopecurus*, *Poa*, *Polemonium*) при 25° (рис. 2). Эта компенсация тормозящего действия холода на фотосинтетический аппарат арктических растений проявилась в наших опытах при насыщающей концентрации CO_2 и насыщающем (или близком к таковому) освещении. Вероятно, в естественных условиях она полностью не осуществляется. Однако описанные особенности фотосинтеза растений Арктики, тесно связанные с особенностями структуры их листьев, несомненно имеют большое приспособительное значение. Они отчасти объясняют повышенную (по сравнению с растениями других климатических зон) способность растений тундры к фотосинтезу при низкой температуре.

Ранее (Кислюк, Васьковский, 1981; Кислюк и др., 1983) было показано, что даже кратковременное (в течение 3—4 недель) содержание растений арктической тундры (*Polemonium boreale*, *Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis arundinacea*, *Carex lugens*) при температуре воздуха 28/20° (день/ночь) приводит к адекватному изменению температурной зависимости и снижению потенциальной интенсивности фотосинтеза, рассчитанной на единицу поверхности листьев. Последнее связано с активным ростом листьев в тепле, в результате чего они оказываются тоньше и содержат меньше сухой (и сырой) массы на единицу площади, чем листья растений в тундре. Результаты этих опытов указывают на тесную зависимость изученных адаптивных признаков от температуры произрастания растений.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975. 329 с. — *Буболо Л. С.* Сравнительный анализ ультраструктуры клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флор о. Врангеля и Ленинградской области. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 11, с. 1482—1491. — *Васьковский М. Д.* Сравнение теплоустойчивости фотосинтеза растений некоторых арктических и бореальных видов. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 9, с. 1215—1220. — *Вихирева-Василькова В. В.* Анатомическая характеристика арктических злаков. — В кн.: Проблемы Севера (Природа). М.; Л.: Наука, 1964, с. 108—117. — *Вихирева-Василькова В. В.* Морфолого-анатомические особенности растений арктической тундры Якутии. — В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.; Л.: Наука, 1966, с. 126—163. — *Вихирева-Василькова В. В.* Анатомическое строение листа некоторых арктических осок. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 3, с. 373—381. — *Вознесенский В. Л.*, *Заленский О. В.*, *Семихатова О. А.* Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л.: Наука, 1965. 305 с. — *Герасименко Т. В.* Зависимость фотосинтеза от температуры у растений тундр острова Врангеля. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 4, с. 493—504. — *Герасименко Т. В.*, *Заленский О. В.* Суточная и сезонная динамика фотосинтеза у растений о. Врангеля. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 11, с. 1655—1666. — *Дервиз-Соколова Т. Г.* Основные особенности анатомии листьев арктоальпийских ив и других психрофитов. — Биол. науки, 1981, т. 6, с. 58—62. — *Дрейпер М.*, *Смит Г.* Прикладной регрессионный анализ. М.: Статистика, 1973. 391 с. — *Дьяченко А. П.* Фотосинтез арктических мхов в естественных условиях. — Экология, 1976, № 1, с. 92—95. — *Дьяченко А. П.* Сравнительный анализ структурных и функциональных особенностей фотосинтетического аппарата различных экологических групп высших растений. — В кн.: Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978, с. 93—102. — *Дьяченко А. П.* Особенности фотосинтеза лесных мхов. — В кн.: Популяционные и биогеоценологические исследования в горных темнохвойных лесах Среднего Урала. Свердловск, 1979, с. 130—146. — *Заленский О. В.* Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. Л.: Наука, 1977. 56 с. — *Заленский О. В.* Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза и проблема его взаимоотношения с дыханием. Дис. . . . докт. биол. наук в форме научн. доклада. Л. 1982. 48 с. — *Кислюк И. М.*, *Васьковский М. Д.* Реакция растений арктической тундры на повышение температуры в экспериментальных условиях. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 12, с. 1710—1720. — *Кислюк И. М.*, *Васьковский М. Д.*, *Буболо Л. С.*, *Палеева Т. В.* Влияние температуры на строение листьев и фотосинтез *Carex lugens* (*Cyperaceae*) и *Arctagrostis arundinacea* (*Poaceae*). — Бот. журн., 1983, т. 67, № 10, с. 1325—1332. — *Кислюк И. М.*, *Денько Е. И.* Теплоустойчивость клеток арктических и бореальных растений и ее значение для приспособления к условиям севера. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 4, с. 488—498. — *Костычев С. П.*, *Базырина Е. Н.*, *Чесноков В. А.* Суточный ход фотосинтеза при незаходящем солнце в полярной зоне. — Изв. АН СССР, 1930, т. 7, № 7, с. 599—610. — *Мирославов Е. А.*, *Буболо Л. С.* Ультраструктура клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флоры Крайнего Севера. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 11, с. 1523—1530. — *Назаров С. К.* Фотосинтез растений острова Вайгач: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Казань, 1977. 20 с. — *Назаров С. К.* Структурно-функциональные особенности листа у трех экотипов *Rubus chamaemorus*. — В кн.: Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978, с. 108—111. — *Покровская Т. В.*, *Бычкова А. Т.* Климат Ленинграда и его окрестностей. Л.: Гидрометеоиздат, 1967. 199 с. — *Пьянков В. И.* Анализ температурной зависимости фотосинтеза близкородственных видов растений арктических и умеренных широт. — Экология, 1980, № 3, с. 37—41. — *Семихатова О. А.*, *Иванова Т. И.*, *Леина Г. Д.*, *Васьковский М. Д.* Воздействие температуры на дыхание растений острова Врангеля — Бот. журн., 1976, т. 61, № 6, с. 848—858. — *Справочник* по климату СССР, вып. 33. Л.: Гидрометеоиздат, 1966. 200 с. — *Старостина К. Ф.* Особенности фотосинтеза бореальных кустарничков и трав в ельнике кислично-щитовниковом. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 6, с. 770—778. — *Швецова В. М.* Зависимость фотосинтеза некоторых растений Арктики от температуры. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 11, с. 1683—1688. — *Швецова В. М.*, *Вознесенский В. Л.* Суточные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у некоторых растений Западного Таймыра. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 1, с. 68—76. — *Denko E. I.*, *Kislyuk I. M.*, *Shukhtina H. G.* The investigation of cell thermostability for solution of a problem of plant adaptation to cold climate. — Flora, 1981, vol. 171, N 4, p. 419—452. — *Hartgerink A.*, *Mayo J. M.* Controlled-environment studies on net assimilation and water relation of *Dryas integrifolia*. — Can. J. Bot., 1976, vol. 54, N 16, p. 1884—1895. — *Mooney H. A.*, *Billings W. D.*, Comparative physiological ecology of arctic and alpine population of *Oxyria digyna*. — Ecol. Monogr., 1961, vol. 31, N 1, p. 1—29. — *Tieszen L. L.* The seasonal course of abovegraund production and chlorophyll distribution in a wet arctic tundra at Barrow, Alaska. — Arct. Alp. Res., 1972, vol. 4, p. 307—324. — *Tieszen L. L.* Photosynthesis in the principal Barrow, Alaska, species: a summary of field and laboratory responses. — In: Vegetation and production ecology of Alascan arctic tundra. N. Y. etc.: Springer, 1978, p. 241—268. — *Vowinckel T.*, *Oechel W.*, *Boll W.* The effect of climate on the photosynthesis of *Picea mariana* at the subarctic tree line. — Can. J. Bot., 1975, vol. 53, N 7, p. 604—620. — *Warren Wilson J.* An analysis of plant growth and its control in arctic environments. — An. Bot., 1966, vol. 39, p. 383—402.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 IV 1984.

SUMMARY

Potential intensity of leaf photosynthesis in 12 species of flowering plants on Wrangel Island (71 °N) and 10 species in the vicinity of Leningrad (60 °N) was investigated in relation to temperature. Based upon the experimental data polynomial regression analysis was employed (polynoms of 2—5 degree). It allowed to estimate optimal temperature with the standard deviation of 0.2—1 °C. The temperature of maximal intensity of photosynthesis in arctic plants was shown to be 1.8—7.5° less than in boreal ones (at saturating CO_2 concentration and light intensity 70—85 klux). Maximal intensity of photosynthesis per unit leaf area in arctic tundra plants is as a rule higher than in those from taiga zone because of greater specific weight and thickness of leaves.

УДК 581.553 : 582.26 : 631.4

Л. И. Домрачева, Э. А. Штина

СТРУКТУРА ГРУППИРОВОК ВОДОРОСЛЕЙ ПРИ «ЦВЕТЕНИИ» ПОЧВЫ

DOMRACHEVA L. I., SHTINA E. A. THE STRUCTURE OF ALGAE GROUPS DURING SOIL «BLOOMING»

Объясняется понятие «цветение» почвы. Показаны особенности распределения водорослей в поверхностных разрастаниях, вычислены различные показатели численности и биомассы водорослей при цветении, их динамика по сезонам в разных полях севооборота. Рассматривается экологическое и индикационное значение цветения почвы.

«Цветение» почвы — позеленение ее поверхности, обусловленное массовым развитием микроскопических водорослей (Голлербах, Штина, 1969; Штина, 1972; Штина, Голлербах, 1976). T. Hortobágyi (1955), впервые описавший цветение почвы («flos humi»), считал, что оно связано с развитием миллиардов особей *Botrydium granulatum*. Мы под цветением почвы понимаем интенсивное и, как правило, кратковременное развитие микроскопических водорослей в поверхностных слоях почвы, включая и саму поверхность, которое проявляется как в изменении окраски почвы, так и в образовании заметных налетов вплоть до формирования слизистых пленок, не отделяющихся от почвы. Цветение почвы отличают от тех случаев, когда почва покрыта более или менее оформленными корочками или талломами водорослей, отделимыми от почвенных частиц. Они способны переносить высыхание и оживать при последующем увлажнении (Куликова, 1965; Штина, 1972).

Применяя термины, обозначающие жизненные формы водорослей (Штина, Голлербах, 1976), можно сказать, что цветение почвы вызывается обычно размножением водорослей X-, C- и H-форм. Корочки водорослей, характерные для многих целинных почв, образуются видами P-, M- и N-форм (Штина, Голлербах, 1976).

Цветение почвы во многом сходно с цветением воды. Это сходство выражается в следующем: 1) концентрация клеток водорослей в верхних слоях почвы примерно та же, что и при цветении воды; 2) цветение воды и почвы создается за счет размножения относительно небольшого числа видов; 3) в том и другом случаях цветение зависит от обеспеченности элементами минерального питания; 4) для цветения почвы так же, как и для цветения воды, характерна смена доминирующих групп водорослей: весной и летом оно вызывается диатомовыми, зелеными и желтозелеными водорослями, к осени почва цветет синезелеными водорослями (данные относятся к условиям умеренной зоны).

По нашим представлениям, цветение почвы имеет три существенных отличия от цветения воды.

1. Главным фактором, контролирующим цветение почвы, являются метеорологические условия, в частности влажность приземного воздуха. Ведущее условие погоды, стимулирующее цветение почвы, — благоприятная, т. е. достаточная, но не избыточная влажность в утренние часы, создаваемая конденсационной влагой при перепадах суточных температур, поэтому позеленение почвы обычно происходит весной и осенью при выпадении росы, инея или тумана. Избыточная влажность в период дождей прекращает цветение почвы вследствие вмывания водорослей в почву. Подтверждается предположение I. Kiss (1959)

о тесной зависимости цветения почвы от погоды. Во-первых, оно возникает одновременно на разных участках, если они пригодны для роста водорослей; во-вторых, цветение почвы, как правило, не бывает длительным и при перемене погоды исчезает. Непрерывное цветение наблюдается только в условиях закрытого грунта при высокой влажности воздуха (Бусыгина, Клековкин, 1975).

2. Водоросли при цветении почвы прикреплены к почвенным частицам (или связаны с ними, как, например, диатомеи), и, следовательно, размещение особей в группировках цветения почвы подчиняется определенным закономерностям, подобным тем, какие наблюдаются при распределении растения в фитоценозе.

3. В отличие от фитопланктона и от водорослей, рассеянных в толще почвы, относящихся к «блуждающему» типу растительности (Reisigl, 1963; Forest e. a., 1963), водоросли в поверхностных разрастаниях связаны между собой определенными взаимодействиями: они не только влияют друг на друга своими выделениями, но скрепляются между собой механическим путем (слипание слизистыми покровами, сцепление нитями).

В нашей работе мы попытались выяснить некоторые особенности формирования группировок водорослей, вызывающих цветение пахотной почвы.

Материал и методика

При анализе поверхностных разрастаний учетные площади закладывали на различных полях севооборота (для контроля — на лесной поляне). Размер учетной площади определяли размером пятна цветения. Максимальная площадь учета 20 см^2. С помощью почвенного бурика пробы площадью 1 см^2 и толщиной 1 мм отбирали вплотную друг к другу. Пробы двукратно протирали через чайное сито в течение 10—20 мин, а затем растирали резиновым пестиком. Эмпирически установлено, что протирание почвы с водорослями, развившимися на ее поверхности, имеет преимущество перед другими способами гомогенизации суспензии: после растирания в ступке (Куликова, 1965) остаются крупные агрегации клеток, а разбивание в гомогенизаторе (Антипина, 1979) приводит к механическому разрушению части клеток.

Учет водорослей проводили методом прямого счета с использованием люминесцентной микроскопии при анализе свежих образцов и обычного освещения в случае обработки проб, фиксированных формалином. Биомассу определяли расчетным методом, длину нитей — по методике, предложенной Э. А. Штиной (Гаель, Штина, 1974). Кроме того, определяли площадь покрытия водорослями почвы на каждом квадратном сантиметре. Для этого вычисляли площади поверхности всех встреченных при счете клеток водорослей, которые сравнивали с геометрическими фигурами: кругом, квадратом, прямоугольником. При переводе этой величины на 1 см^2 пользовались тем же коэффициентом перевода, что и для определения количества водорослей.

Результаты и обсуждение

Распределение клеток водорослей по размерным группам определено в трех случаях: 1) измерены 245 клеток одноклеточных зеленых и желтозеленых водорослей в 50 пробах, взятых из слоя 0—1 см почвы лесной поляны; 2) измерено 2923 клетки в 20 пробах цветения почвы, вызванного ассоциацией Chlorococcales+Chlorhormidium; 3) определены размеры 1089 клеток из 10 проб цветения почвы, обусловленного развитием ассоциации Chlorhormidium+Chlorococcales+Chlamydomonas (табл. 1). Надо оговориться, что в табл. 1 не учтены диатомовые водоросли, для которых вычисление объема было более сложным процессом, и данные по ним приведены отдельно: на поле клевера в 10 пробах обнаружено 65 клеток диатомовых с объемом от 146 до 13 185 мкм^3.

Основное число водорослей во всех рассматриваемых пробах составляют мелкоклеточные формы: в первом случае клеток с диаметром до 10 мкм — 57.5 %, во втором — 73.6, в третьем — 67 % от общего числа клеток. Однако эти мелкие клетки составляют только 16 % всей биомассы. Максимум биомассы дают более

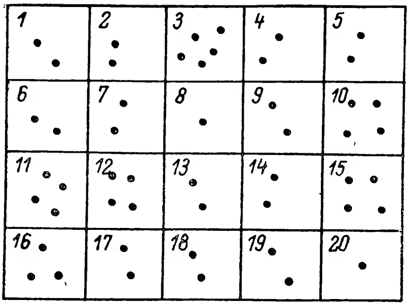


Рис. 1. Плотность размещения одноклеточных водорослей в поверхностной пленке на озимом поле (август 1980 г.).

Здесь и на рис. 5: *1—20* — номера площадок. *Точка* — условное обозначение — 240 тыс. клеток на 1 см².

крупные клетки (от 11.2 до 16.8 мкм в диам.), составившие в первом случае 41.8 % от общего числа и 62.3% биомассы; во втором случае —26.4% и 65.3, в третьем —33 и 96.9 соответственно.

Что же касается особенностей пространственного распределения водорослей, вызывающих цветение почвы, то ранее было показано преобладание контагиозного распределения водорослей в толще почвы, хотя наряду с ним встречалось и нормальное распределение. Отмечено, что главным фактором, определяющим микроструктуру сообщества почвенных водорослей на небольшой территории, является характер их размножения (Домрачева, 1977а, б).

Тем же методом — сравнением прилегающих друг к другу площадок в 1 см² — определяли особенности распределения водорослей в поверхностных разрастаниях при цветении почвы.

В августе 1980 г. на поле под ячменем цветение обусловлено в основном одноклеточными зелеными и желтозелеными водорослями, число которых колебалось от 240 до 1240 тыс. на 1 см². Нити *Chlorhormidium* были обнаружены на 14 из 20 площадок в числе от 15 до 340 тыс. клеток на 1 см². Диатомовые встречены на 18 площадках, а синезеленые — только на 2. Среднее количество водорослей на 1 см² — 748 тыс., средняя биомасса — 0.254 мг. Отношение максимального значения численности водорослей к минимальному у одноклеточных форм в пленке не превышает 5 (рис. 1). Как видно, преобладают площадки с количеством водорослей, близким к среднему значению. В размещении площадок с максимальными значениями численности не наблюдается закономерности. В рассматриваемой пленке они занимают и крайние положения площадки (*3*, *10*, *11*, *15*), и близкие к центру (*12*).

ТАБЛИЦА 1

Распределение водорослей по размерам клеток

Место и время отбора проб	Диаметр клетки, мкм	Процент клеток такого размера от общего числа клеток	Объем клетки, мкм³	Процент таких клеток от общего объема водорослей
Лесная поляна (слой 0—1 см), 9 VII 1979	2.8	13.9	11.3	0.12
	5.6	17.5	91.6	2.94
	8.4	26.1	310.8	12.7
	11.2	29.0	738.4	33.0
	14.0	7.0	1440.6	10.9
	16.8	5.3	2490.6	20.4
	22.4	0.8	5896.8	7.4
	33.6	0.4	19915	12.5
Посев озимой ржи, 3 VIII 1980	2.8	5.1	11.3	0.15
	5.6	37.4	91.6	9.0
	8.4	31.1	310.8	25.5
	11.2	21.1	738.4	41.1
	14.0	2.3	1440.6	9.3
	16.8	3.0	2490.6	14.9
Поле клевера, 21 V 1981	3.6	2.35	24.5	0.12
	5.4	4.7	82.7	0.4
	7.2	50.6	195.7	0.9
	9.0	9.4	382.7	1.8
	10.8	27.1	661.3	3.2
	14.4	2.35	1567.6	7.5
	21.6	1.17	5291	25.5
	28.8	2.35	12541	60.4

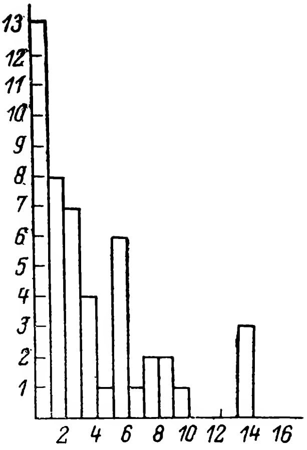


Рис. 2. Гистограмма распределения водорослей в толще почвы (слой 0—1 см).

Здесь и на рис. 3 и 4: *по оси абсцисс* — число водорослей (условные единицы), *по оси ординат* — частота встречаемости.

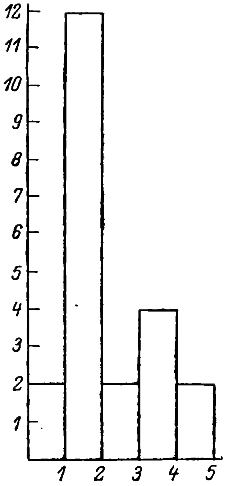


Рис. 3. Гистограмма распределения одноклеточных водорослей в пленке цветения почвы.

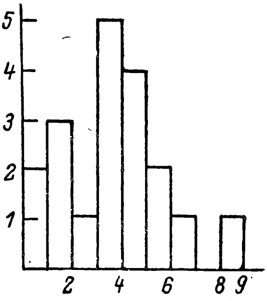


Рис. 4. Гистограмма распределения нитчатых водорослей в пленке цветения почвы.

Гистограммы распределения водорослей в толще почвы и поверхностных разрастаниях (рис. 2—4) показывают разный характер распределения водорослей. Для водорослей, рассеянных в толще почвы, как показано раньше (Домрачева, 1977а), характерно групповое (контагиозное) распределение (рис. 2). Водоросли в поверхностных разрастаниях подчиняются закономерностям случайного распределения (рис. 3, 4), что связано с воздействием на них большого числа разнообразных факторов: почасовых и суточных колебаний температуры и влажности почвы и приземного воздуха, освещенности, которые более динамичны на поверхности почвы, чем в ее толще, а также колебаний активности альгофагов. Во всех водорослевых разрастаниях при микроскопировании обнаруживались нематоды и амебы. При длительном существовании пленок цветения в них, очевидно, поддерживается динамическое равновесие между выеданием массы водорослей и возобновлением. Не исключено, что некоторые амебы питаются не водорослями, а их спутниками — бактериями-эккрисотрофами.

В сентябре 1980 г. после уборки ячменя на том же поле цветение почвы было обусловлено мезотениево-хлорхормидиевой ассоциацией с присутствием небольшого числа других одноклеточных зеленых. Число водорослей и их биомасса в пленке превосходили соответствующие показатели, наблюдаемые в августе. Это связано не только с более благоприятными влажностью и освещенностью почвы, но и с деятельностью альгофагов: в теле нематод в это время ни разу не просматривались клетки *Mesotaenium endlicherianum* и нити *Chlorhormidium flaccidum*. Возможно, избирательное поедание привело к уменьшению числа мелких клеток и к преобладанию крупных.

Число клеток водорослей в сентябре варьировало от 1480 до 11 985 тыс. на 1 см^2. Среднее содержание нитчатых водорослей равнялось 5885, а одноклеточных — 84 тыс. клеток на 1 см^2. Диатомеи встречались очень редко — всего на 6 площадках из 20 в количестве 5 тыс. на 1 см^2. В данном случае тоже можно предположить выедание диатомей альгофагами.

Максимальное значение численности водорослей в пленке с доминированием нитчатых форм превышает минимальное в 9 раз (в глубоких горизонтах — до 27 раз) (рис. 5). Коэффициенты вариации в глубинных образцах — 86—92.2 %, в поверхностных разрастаниях — 37.3—49.9.

Площадь, занимаемую водорослями (степень покрытия), т. е. наличие и размер пятен цветения почвы на том или ином поле, определяют обычно визуально или картированием (Панкратова, 1981). «Степень покрытия» почвы водорослями — необходимый показатель для вычисления биомассы на больших площадях.

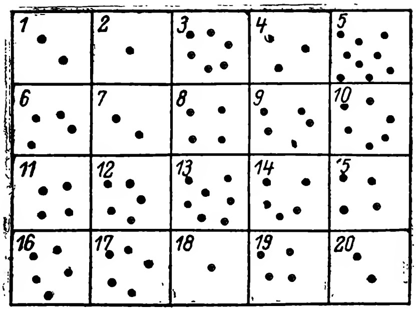


Рис. 5. Распределение нитчатых водорослей в поверхностной пленке на озимом поле (сентябрь 1980 г.).

Точка — условное обозначение — 1400 тыс. клеток на 1 см².

Мы попытались рассчитать действительную степень покрытия почвы водорослями, т. е. площадь, покрытую водорослями на учетной площадке в 1 см². Расчет проводили суммированием поверхности талломов водорослей на этой площадке подобно тому, как определяют площадь листьев на площади почвы. В разные сроки этот показатель был неодинаков, в зависимости от числа и состава водорослей. Так, в августе при доминировании одноклеточных зеленых водорослей последние занимали от 9 до 92.5 мм², в среднем — 34 мм² на 1 см² площади. В сентябре, когда в пленке доминировали зеленые нитчатки (*Chlorhormidium flaccidum*), эти величины значительно выше: средняя площадь, занимаемая водорослями, — 90.4 мм² (с колебаниями от 25.4 до 197.1 мм²). Соответственно площадь, покрытая водорослями на площадке 20 см², варьировала от 680 до 1808 мм². Ни в одном случае степень покрытия почвы водорослями не достигала 100 %, хотя иногда (на 8 площадках из 20) площадь мезотениево-хлорхормидиевых пленок превышала 100 мм², т. е. размер пробной площадки. Такой парадокс объясняется многорядным расположением нитей, при котором часть почвы остается голой, что хорошо видно в стереоскопическом микроскопе МБС.

Сезонная динамика в формировании цветения почвы также имеет свои особенности. Цветение почвы начинается нередко рано весной (Штина, 1959; Куликова, 1965). Особенно интенсивно оно происходит на озимых полях после весенней подкормки минеральными удобрениями, достигая 19.6 млн. клеток на 1 см² (Штина, 1959). Наблюдения в мае 1981 г. на полях озимой ржи и клевера показали, что в формирующихся, едва заметных невооруженным глазом пленках по численности и биомассе преобладают одноклеточные и нитчатые зеленые, довольно заметны диатомеи и полностью отсутствуют синезеленые. В самом начале зарастания наиболее равномерно распределяются зеленые нитчатки, что видно и по количеству, и по их биомассе (рис. 6), и по площади покрытия. Длина нитей водорослей на клеверном поле достигает в это время 6.7 м/см², а площадь покрытия всеми группами водорослей — 61.7 мм² на 1 см².

На озимом поле число водорослей гораздо меньше, чем на клеверном (рис. 6). Это, очевидно, связано с большей уплотненностью поверхности почвы на клеверном поле, не подвергавшемся обработке ряд лет, а также с разреженностью травостоя. Однако характер распределения водорослей на обоих полях одинаков, но отличается от того, который был описан выше для пленок, образовавшихся в августе и сентябре. Отличия состоят в менее равномерном распределе-

ТАБЛИЦА 2

Изменение показателей биомассы водорослей (мг/см²) и степени покрытия (мм²/см²) в зависимости от сезона и возделываемой культуры

Сезон	Клеверное поле				Озимое поле			
	биомасса		степень покрытия		биомасса		степень покрытия	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Весна	0.22	5.4	33.5	4.5	0.06	25	8.6	12.2
Лето	0.23	2.2	16.0	2.2	—	—	—	—
Осень	0.17	17	33.1	13.0	0.04	2	5.9	4.3

Примечание. 1 — средняя величина, 2 — отношение максимальной величины к минимальной.

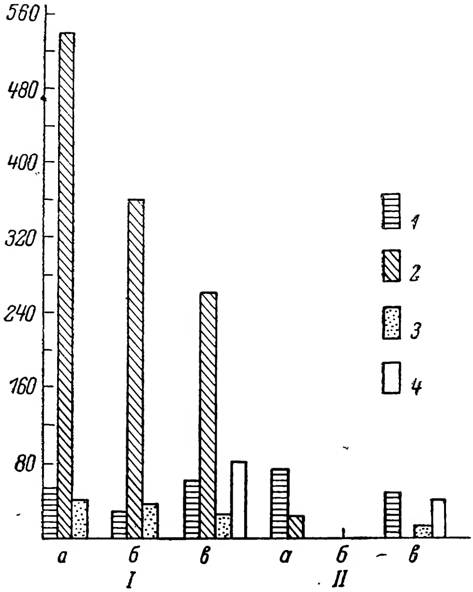


Рис. 6. Изменение соотношения различных групп водорослей в течение вегетационного периода.

I — клеверное поле, *II* — озимое поле, *а* — весна, *б* — лето, *в* — осень. *1* — одноклеточные зеленые и желтозеленые, *2* — нитчатые зеленые и желтозеленые, *3* — диатомовые, *4* — синезеленые водоросли. Здесь и на рис. 7: *по оси ординат* — число водорослей (в тыс. на 1 см²).

нии водорослей в формирующихся разрастаниях по сравнению с уже сформированными. Наблюдаются участки, полностью лишенные тех или иных групп водорослей (например, диатомовые не обнаружены на 7 площадках из 10, виды рода *Chlorhormidium* отсутствовали на 4 площадках из 10, а встреченные его нити были еще очень короткими); отмечено более значительное расхождение между минимальными и максимальными показателями численности и биомассы водорослей (табл. 2). Обнаруживаемый визуально минимум числа водорослей равняется приблизительно 45—90 тыс. клеток на 1 см², когда их биомасса равна 0.01—0.03 мг/см².

Из-за большой засухи летом совсем не было видимых налетов водорослей на озимом поле, на клеверном — очень слабые (рис. 6, 7). В осенних налетах цветения на озимом поле не появляются зеленые нитчатки, которые оказались наиболее чувствительными к осенней нехватке азота. В то же время на клеверном поле в указанный срок в условиях пополнения почвы фиксированным азотом встречаются нитчатые зеленые водоросли. При этом максимальные показатели их количества, биомассы и площади покрытия на 1 см² отмечены как раз в осенних пробах (1010 тыс. клеток, 0.44 мг и 68.6 % соответственно).

В осенних налетах появляются синезеленые водоросли. На пахотных почвах они обычно представлены азотфиксирующими формами, особенно видами родов *Cylindrospermum* и *Anabaena*. Обычно синезеленым сопутствуют диатомовые, давая второй, осенний, максимум своего развития. В условиях сухого 1981 г. даже осенью синезеленых было очень мало: в среднем 80 тыс./см² на клеверном поле и 42 — на озимом, причем на озимом поле синезеленые водоросли обнаружены только на половине учетных площадок (8 из 16).

Динамика общего числа водорослей по сезонам на наблюдаемых полях дает на графике параллельные кривые при значительно большем числе водорослей на клеверном поле (рис. 7).

Экологическое и индикационное значение цветения почвы определяется прежде всего тем, что в случаях интенсивного развития водорослей на поверхности почвы до степени цветения наиболее заметна роль почвенных водорослей как продуцентов биогеоценоза. При однократном определении биомасса водорослей может определяться величиной в несколько десятков центнеров сырого веса на 1 га (Штина, 1972). Имеющиеся в сводках по альгологии показатели биомассы несколько занижены, они рассчитаны с учетом степени покрытия на 1 га ровной поверхности. В действительности водорослевые налеты покрывают склоны гребней и борозд, окружают поверхность крупных комочков почвы и заходят на несколько сантиметров в глубину щелей, образующихся при высыхании почвы. По данным Р. А. Османовой (1968), на поливных хлопковых полях водоросли накапливают органическое вещество в количестве 2.8—26.1 г сухой массы на 1 м².

Биомасса водорослей в поверхностных налетах неоднократно обновляется в течение вегетационного периода (Домрачева, 1974). В результате периодического размножения водорослей и включения их массы в трофические цепи воз-

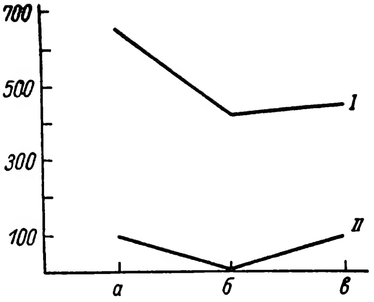


Рис. 7. Динамика численности водорослей на клеверном (*I*) и озимом (*II*) полях.

По оси абсцисс — сроки наблюдения: *а* — весна, *б* — лето, *в* — осень.

никают разнообразные пути обогащения почвы органическим веществом водорослей.

Особое значение имеет цветение почвы, вызванное азотфиксирующими синезелеными водорослями и возникающее в умеренной зоне в конце вегетационного периода, особенно в годы с ранней осенью, когда почва систематически увлажняется росой или инеем. Именно эта особенность климата объясняет интенсивное развитие азотфиксирующих водорослей в зоне умеренного климата, однако численность и биомасса азотфиксаторов значительно меняется по годам в зависимости от условий погоды (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Численность азотфиксирующих синезеленых водорослей в поверхностных налетах при цветении почвы

Почва	Дата	Растение	Род и вид водорослей	Число клеток, тыс./см²
Дерново-подзолистая	Сентябрь 1968	Стерня овса	*Cylindrospermum*	1969.0
			Nostoc	885.0
	То же	Клевер	*Cylindrospermum*	3109.0
			Nostoc	195.7
	» »	Стерня ржи	*Cylindrospermum*	16.6
			Nostoc	70.3
	Октябрь 1970 г.	Луг	*Cylindrospermum*	2585.5
Дерново-луговая	Сентябрь 1978 г.	Грядка земляники	*C. catenatum*	5198.0
	То же	Овощная грядка	То же	3213.0

По данным Е. М. Панкратовой (1981), на дерново-подзолистых почвах водоросли накапливают за год до 10.8 кг азота на 1 га. Биомасса азотфиксаторов достигает 70 кг/га.

Из особенностей почвы, благоприятствующих интенсивному размножению водорослей, главными являются следующие: 1) свободная поверхность почвы, не занятая высшими растениями или их опадом. Это имеет место на пахотных почвах до посева, после уборки или между растениями во время их роста, на эродированных участках ряда целинных почв и на песках; 2) наличие микрозон, защищенных от быстрого высыхания. Ими могут быть либо нижние стороны песчинок как своеобразные «микротеплицы», либо затененные стороны комочков почвы. Именно поэтому цветение чаще всего охватывает почвы с выраженным нанорельефом; 3) обеспеченность поверхностного слоя почвы минеральной пищей, особенно при внесении минеральных удобрений.

Цветение почвы является показателем плодородия почвы, обеспеченной питательными веществами и лишенной токсических свойств. На пахотных почвах реакция водорослей на почвенные условия коррелирует с реакцией сельскохозяйственных растений. Однако водоросли для создания цветения довольствуются значительно меньшим количеством влаги, чем это требуется для получения урожая. Следовательно, массовое развитие водорослей, даже кратковременное, говорит о хорошей почве, но не может «предвещать хороший урожай», ибо последний зависит не только от качества почвы, но и от погоды, следующей за цветением почвы.

ЛИТЕРАТУРА

Антипина Г. С. Альгофлора болот Карелии и ее изменение под влиянием мелиорации: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1979. 22 с. — *Бусыгина Е. А., Клековкин Г. В.* Развитие водорослей в теплицах с полиэтиленовым покрытием при выращивании сеянцев хвойных пород. — Экология, 1975, № 2, с. 37—44. — *Гаель А. Г., Штина Э. А.* Водоросли на песках аридных областей и их роль в формировании почв. — Почвоведение, 1974, № 6, с. 67—75. — *Голлербах М. М.* Роль водорослей в почвенных процессах. — В кн.: Тр. Конф. по вопр. почв. микробиол. М.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 98—108. — *Голлербах М. М., Штина Э. А.* Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 228 с. — *Домрачева Л. И.* Почвенные водоросли как продуценты органического вещества и их значение в трофических связях почвенных организмов: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1974. 30 с. — *Домрачева Л. И.* Изучение пространственного распределения водорослей в почве. — Бот. журн., 1977а, т. 62, № 12, с. 1748—1753. — *Домрачева Л. И.* Пространственное распределение почвенных водорослей. — В кн.: Развитие и значение водорослей в почвах Нечерноземной зоны: Материалы межвуз. конф. (Киров, 24—27 V 1977). Пермь, 1977б, с. 13—16. — *Куликова Р. М.* «Цветение» торфяно-болотных почв. — Почвоведение, 1965, № 2, с. 63—67. — *Османова Р. А.* Поверхностные разрастания водорослей на хлопковых полях. Сер. биол. наук. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1968, № 4, с. 9—14. — *Панкратова Е. М.* Роль азотфиксирующих синезеленых водорослей (цианобактерий) в накоплении азота и повышении плодородия почвы: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. М., 1981. 39 с. — *Штина Э. А.* Водоросли дерново-подзолистых почв Кировской области. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, Сер. 2, 1959, вып. 12, с. 36—141. — *Штина Э. А.* «Цветение» почвы и его влияние на плодородие. Първи Нац. конгр. по почвознание. София, 1972, с. 247—252. — *Штина Э. А., Голлербах М. М.* Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 144 с. — *Forest H. S., Miller G. S., Raizenc C. E.* Interrelation of three algae in prairie soil cultures. — Ecology, 1963, vol. 44, N 1, p. 165—167. — *Hortobagyi T.* Zwei Bodenblüten auf der Grossen Ungarischen Tiefebene. — Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 1955, evf. 2, sz. 1/2, p. 77—82. — *Kiss I.* A. «talajvirágzás» szinoptikus meteorobiólogiai vizsgálata. — Agrokémia es Talajtan, 1959, evf. 8, sz. 1, p. 49—58. — *Reisigl H.* Über die Verteilung der Bodenalgen in der Gipfelstufe der Ötztaler Alpen. — Ber. Naturwiss.-Med. Ver. Innsbruck, 1963, Bd 53, S. 163—172.

Кировский сельскохозяйственный институт. Поступило 17 V 1983.

SUMMARY

A concept of the soil «blooming» is given. Regularities of algae distribution in the surface growth, various indices of the algae number and biomass during «blooming» and seasonal dynamics in different fields under conditions of crop rotation are shown. Ecological and indicatory significance of soil «blooming» is discussed.

УДК 581.524.441.631.484

Е. Б. Поспелова, В. Д. Васильевская

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ТУНДР ТАЙМЫРА

POSPELOVA E. B., VASIL'YEVSKAYA V. D. PRIMARY PRODUCTIVITY IN TAIMYR TUNDRAS

Обобщены данные по первичной продуктивности растительных сообществ различных подзон и провинций тундр Таймырского п-ова, структуре и пространственному размещению фитомассы и ее компонентов. Показано, что высокая продуктивность тундровых сообществ Таймыра связана как с климатическими условиями, так и с геохимическим фоном почвообразующих пород и почв (преобладание в иле минералов группы монтмориллонита, а в крупных фракциях — минералов трапповой формации, богатых основаниями и железом).

П-ов Таймыр — наиболее выдвинутая к северу часть суши Евразии, имеющая значительную протяженность как в меридиональном, так и в широтном направлениях. Общая площадь тундр Таймыра — 27.6 млн. га. Большие размеры полуострова обусловливают разнообразие его растительного покрова. На его территории выделяются 2 зональных типа растительности (Александрова, 1977) — полярно-пустынный и тундровый. Последний представлен подтипами арктических и субарктических тундр. На юге полуострова тянется полоса лесотундры.

Согласно геоботаническому районированию Арктики, в пределах тундровой области выделяется несколько вариантов как арктических, так и субарктических тундр; первые подразделяются на северные и южные, вторые — на северные, средние и южные. На территории Таймыра выделяются 1 провинция арктических и 2 — субарктических тундр (Александрова, 1977).

Изучение биологической продуктивности тундр Таймыра было начато сравнительно недавно, причем оно проводилось одновременно в разных районах полуострова на базе трех комплексных биогеоценологических стационаров, работавших в плане Международной Биологической Программы (МБП): «Тарея» (Ботанический Институт им. В. Л. Комарова АН СССР — БИН) — в полосе северных субарктических тундр, «Агапа» (Московский государственный университет) — в полосе средних субарктических тундр и «Ары-Мас» (БИН) — также в средней полосе субарктических тундр, но в другой геоботанической провинции. Кроме того, имеются отдельные данные по тундрам бассейна р. Косой (лесотундра, западный Таймыр) и стационара «Бикада» НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера (северная полоса субарктических тундр, восточный Таймыр). Данные маршрутных обследований продуктивности оленьих пастбищ всей территории Таймыра приведены в работах Р. П. Щелкуновой (1976, 1980), однако они относятся только к кормовым группам видов и только в надземной части, поэтому сравнивать их с данными, полученными на стационарах другими методами, довольно трудно.

Стационары «Тарея» и «Бикада» располагаются близ северной границы подобласти субарктических тундр. На плакорах распространены дриадово-осоково-моховые мелкобугорковые и пятнистые тундры, сходные между собой по структуре и составу. В Тарее обширные площади заняты влажными заболоченными тундрами с заметным участием кустарников (Матвеева и др., 1973; Матвеева, 1978). На Бикаде (растительность этой части Таймыра описана А. И. Толмачевым, 1932) поверхность более дренирована, рельеф расчленен, поэтому заболоменность невысокая. В моховом покрове плакорных тундр доминируют одни и те же виды: *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Ptilidium ciliare*, *Aulacomnium turgidum*, из сосудистых растений преобладают *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica* и *Dryas punctata*.

Стационары «Агапа» и «Ары-Мас» располагаются в средней полосе субарктических тундр, в окрестностях обоих на плакорах развиты кустарничково-осоково-моховые и осоково-кустарничково-моховые тундры с доминированием *Dryas punctata* и значительным участием низкорослых гипоарктических кустарников (*Betula nana*, *Salix pulchra*, *S. reptans* и др.), много больших болотных массивов (Норин и др., 1971; Поспелова, Жаркова, 1972). Однако имеется и ряд существенных различий, и прежде всего это наличие в Ары-Масе массивов лиственничных редин и редколесий, в то время как в Агапе даже кусты ольховника встречаются единично и в наиболее защищенных местах. Как и в северных субарктических тундрах, в моховом покрове преобладают те же виды. Это сходство позволяет отнести плакорные тундры всех четырех стационаров к единой смешанно-моховой формации (Матвеева, 1978).

В лесотундре обследовали небольшую территорию, включающую участок террасы и коренного берега р. Косой (приток р. Дудинки). На плакорах здесь распространены бугристые торфяники, на склонах террас и водоразделов обычны пятнистые кустарниково-кустарничково-осоково-моховые тундры, иногда с единичными экземплярами лиственницы или ольховника. По набору доминантов и структуре они близки к пятнистым тундрам Агапы, но отличаются от них обогащенным флористическим составом, особенно в моховой синузии.

В Тарее изучали продуктивность зональных дриадово-осоково-моховых пятнистых и мелкобугорковых тундр и полигональных болот (Ходачек, 1969), в Агапе работы проводили на 2 экологических профилях, захватывающих пойменные, террасные и водораздельные участки, всего в 8 типах тундр, болот и лугов (Павлова, 1969; Поспелова, 1974), в Ары-Масе — в лиственничных редколесьях и рединах, а также в зональной пятнистой кустарничково-осоково-моховой тундре (Игнатенко, Кнорре и др., 1973). Для Бикады имеются данные по запасам и структуре фитомассы двух типов тундр на водоразделе и луговых сообществ долины, полученные нами в 1979—1980 гг., для р. Косой — по бугристым торфяникам и пятнистым кустарниково-осоково-моховым тундрам (Павлова, 1969).

В задачу настоящей работы входило обобщение имеющихся данных по продуктивности таймырских тундр, выявление закономерностей меридионального и широтного распределения запасов фитомассы и ее отдельных структурных компонентов.

При обобщении мы использовали терминологию, принятую большинством авторов, работавших по МБП, согласно которой под запасом фитомассы понимается совокупность живого и мертвого растительного органического вещества, под биомассой растений — количество живого, под мортмассой — мертвого растительного вещества в сообществе на единицу площади (Храмов, 1970; Гортинский и др., 1973). Продуктивность растительного покрова понимается как способность живых организмов создавать, консервировать и трансформировать органическое вещество (Миркин, Розенберг, 1983) в отличие от продукции или прироста массы растений на единицу площади в единицу времени.

Различия в растительности стационаров, приуроченных к разным подобластям и провинциям тундровой области, обусловлены главным образом флористическими особенностями и изменениями в наборе доминантов. Этим объясняются различия в структуре и количественных характеристиках фитомассы, что достаточно ярко проявляется при анализе имеющихся данных по этим районам (табл. 1).

В плакорных тундрах, представляющих транзитно-элювиальные ландшафты, запас фитомассы колеблется от 5000 до 12 000 г/м^2, при этом 3000—11 000 (90 %) сосредоточено в подземной сфере. Надземная биомасса растений составляет 500—1100 г/м^2, в ее составе преобладают споровые (200—600 г/м^2), биомасса цветковых колеблется от 90 г/м^2 на севере полуострова до 500 в южной части.

Сравнение данных по тундрам западной и восточной частей полуострова показывает, что запас фитомассы снижается с запада на восток как в северной, ТАБ

Запасы фитомассы и ее компонентов в различных типах

Тип сообществ	Пункт наблюдений	Общая фитомасса	Подземная фитомасса	Надземная фитомасса		Соотношение надземных и подземных частей
				биомасса	мортмасса	
Пятнистые тундры						
Дриадово-осоково-моховая	Тарея	7221	6670	533	18	1 : 12
Дриадово-осоково-моховая	Бикада	5012	4294	562	156	1 : 6
Кустарничково-осоково-моховая	Агапа	8588	7748	736	102	1 : 9
Осоково-кустарничково-моховая	Ары-Мас	8238	6940	1081	213	1 : 6
Кустарниково-кустарничково-осоково-моховая	Косая	11618	10698	920 [1]		1 : 12
Мелкобугорковые и бугорковые тундры						
Дриадово-осоково-моховая	Тарея	10444	9740	654	50	1 : 13
Ивово-осоково-моховая	Бикада	4138	3199	546	393	1 : 6
Пушицево-кустарничково-осоково-моховая	Агапа	8211	7483	475	253	1 : 10
Пушицево-кустарничково-осоково-моховая	» [5]	9354	8463	644	247	1 : 10
Болота						
Полигональное	Тарея	19874	18835	994	45	1 : 8
Плоскобугристое	Агапа	7148	6118	903	127	1 : 6
Тундрово-болотный комплекс	»	6872	6066	693	113	1 : 7
Кустарники, редколесья и редины лесотундры						
Ольховниковые заросли	Косая	10741	7579	3162 [1]		1 : 2
Лиственничная редина	Ары-Мас	5370	3982	1110	279	1 : 3
Лиственничное редколесье	»	9679	6391	2810	423	1 : 2
Долинные луга						
Кустарниково-разнотравный	Агапа [5]	3979	3870	89	20	1 : 35
Кустарниково-злаково-разнотравный	Бикада	2926	2793	101	32	1 : 21

[1] Без разделения на живые и мертвые части (Павлова, 1969; Ходачек, 1969).
[2] Без разделения на фракции.
[3] Вместе с кустарничками.
[4] Вместе со злаками.
[5] В 70 км от устья р. Агапы, остальные — в устье р. Агапы.

так и в средней полосах субарктических тундр. Надземная биомасса в северной субарктической тундре имеет близкие значения (500—700 г/м^2) как на западе, так и на востоке; в средней — на востоке ее значения выше (1080 г/м^2), чем на западе (600—700). Это происходит главным образом за счет увеличения к востоку массы споровых растений. В целом по территории полуострова наблюдается закономерное увеличение всех показателей продуктивности плакорных тундр с севера на юг.

Болота (полигональные в северной, плоскобугристые в средней субарктической полосе) формируются в условиях трансаккумулятивных ландшафтов на плоских пространствах речных долин и террас, в депрессиях на водоразделах. Полигональные болота долин имеют более высокие значения фитомассы, чем плоскобугристые (табл. 1), несмотря на то что последние свойственны более южным территориям, особенно в подземной сфере из-за большей мощности деятельного слоя почв долинных ландшафтов. Различия в величинах их надземной биомассы проявляются в основном за счет споровых растений, в данном случае мхов. Биомасса сосудистых растений так же, как и в зональных тундрах, увеличивается с севера на юг.

ЛИЦА 1

сообществ Таймыра (г/м² воздух.-сух. веса)

В составе надземной биомассы растений								
цветковые						споровые		
всего	кустарники	кустарнички	осоковые	злаки	разнотравье	всего	мхи	лишайники
92[1]	13	46	31	Нет	2	444	369	75
192	15	130	37	7	3	370	338	32
235	77	85	62	Нет	11	503	451	52
477[2]						604		
446	357[3]		80[4]		9	474	402	72
144[1]	41	53	46	Нет	4	555	550	5
142	118	32	57	3	2	403	391	13
234	59	82	91	1	1	241	185	56
351	66	86	95	1	3	393	353	40
233[1]	52	6	172	Нет		805	801	4
513	262	124	123	3	1	390	382	8
439	232	134	69	3	1	254	207	47
2362	2234[3]		28[4]		Нет	800	562	238
1388[2]						661[2]		
3228[2]						1488[2]		
89	36	Нет	Нет	5	48		Нет	
97	46	Нет	Нет	10	41	4	4	Нет

Луговые и лугоподобные фитоценозы аллювиальных ландшафтов характеризуются наиболее резким преобладанием подземной фитомассы над надземной и практическим отсутствием споровых; значения их биомассы близки для разных районов, что подчеркивает азональный характер этого типа растительности.

Подземная масса преобладает над надземной во всех типах тундр и болот, особенно в западной части полуострова. В направлении с севера на юг эта разница уменьшается — в северной субарктической тундре западного Таймыра соотношение надземной фитомассы равно 1 : 12—1 : 13, в средней — 1 : 8—1 : 10, в лесотундре — 1 : 2. На востоке оно ниже по сравнению с западными тундрами соответствующей широты — 1 : 6 в северной, 1 : 5 в средней полосе (табл. 1).

Более детальное исследование распределения корневой массы по горизонтам почв различных тундр в Агапе показало, что масса корней резко убывает с глубиной (Васильевская, 1980). Подавляющая ее часть сосредоточена в слое тундрового войлока, в верхних органогенных горизонтах почв (3000—6000 г/м²) или в верхних минеральных горизонтах почв пятен (800—1000 г/м²); в глеевых горизонтах почв всех типов тундр она не превышает 100—200 г/м² (все цифры

ТАБЛИЦА 2

Вертикальное распределение подземной фитомассы на разных элементах нанорельефа некоторых пятнистых тундр Таймыра, г/м²

Горизонт, см (округленно)	Дриадово-осоково-моховая тундра, Тарея	Дриадово-осоково-моховая тундра, Бикада	Дриадово-моховая тундра, Агапа	Кустарничково-осоково-моховая тундра, Агапа	Осоково-кустарничково-моховая тундра, Ары-Мас[1]	
					горизонты	масса
			Пятна			
0—10	825	969	800	1100	0—10	1285
10—20	614	521	600	500	10—20	571
20—30	256	270	200	400	20—40	714
30—50 [2]	212	203	110	280	40—60	429
			Бордюры-валики			
0—15	5634	3400	1800	4700	0—8	3000
15—25	2032	865	200	800	8—17	1100
25—35	840	321	100	100	17—32	800
35—45 [2]	179	116	31	50	32—47	800
					47—59	300
			Межпятенные ложбины			
0—10	3103	4345	—	6000	0—14	5900
10—20	3269	600	—	2100	14—22	3200
20—30 [2]	110	Мерзлота	Не определялась	900	22—40	600
					40—48	200

[1] В Ары-Масе образцы брали не по глубинам, а по генетическим горизонтам.

[2] Нижний уровень колеблется в зависимости от глубины залегания мерзлоты.

даются для слоя толщиной 10 см). Те же закономерности проявляются в тундрах других стационаров (Ходачек, 1969; Игнатенко, Кнорре и др., 1973). При отсутствии органогенных горизонтов (пятна, лишенные растительности) убывание массы корней с глубиной идет более плавно (табл. 2). Обращает на себя внимание сходство абсолютных показателей величин подземной фитомассы в отдельных горизонтах почв тундр разных районов, особенно они близки для почв пятен. Соотношение мертвых и живых корней определялось для тундр района Агапы расчетным методом (Богатырев, 1976); расчеты показали, что в большинстве случаев масса отмерших корней превышает живую в 2—2.5 раза.

Накопление подземной фитомассы в верхних горизонтах почв оказывает существенное воздействие на их термический и воздушный режимы, замедляя протаивание почвы летом и промерзание осенью. Сосредоточение жизни в узком поверхностном слое способствует почти полному использованию кислорода в процессе газообмена между атмосферой и почвой, что наряду с переувлажнением, плохим дренажом и наличием мерзлоты ведет к развитию в почвах восстановительных процессов. Количество зольных элементов и азота в мертвых органических остатках, законсервированных в почве, в несколько раз превышает их содержание в живых частях растений. Низкие скорости разложения являются оптимальными и обеспечивают постепенное поступление химических элементов и энергии в чрезвычайно экономичные экосистемы тундры.

В составе надземной фитомассы, напротив, преобладают живые части растений. Надземная биомасса составляет в среднем 10—15 % от общего запаса, к югу и востоку ее доля несколько повышается (табл. 1). При этом соотношение ее фракций различается в фитоценозах различных ландшафтов (табл. 1). В тундровых сообществах северной полосы преобладают аркто-альпийские криоксеромезофильные кустарнички, главным образом *Dryas punctata*, к югу увеличивается роль мезофильных и гигромезофильных гипоарктических кустарничков (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*). Более гигро- и хионофильные кустарники (*Betula nana*, *Salix* sp. sp.) составляют до 30 % надземной биомассы на болотах и на закустаренных лугах.

Осоковые также наиболее обильны на болотах, где они представлены гигрофильными видами (*Carex stans*, *C. rariflora*, *Eriophorum angustifolium*). В тундрах доминирует более мезофильная *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica*, биомасса которой иногда достигает 90—100 г/м². Злаки и разнотравье составляют до 60% надземной биомассы лугов, в тундрах и на болотах их доля невелика, только на «блюдцах» полигональных болот она иногда значительна за счет гигрофильных *Dupontia fischeri*, *Arctophila fulva* и др. Закономерности изменения соотношения отдельных групп видов с севера на юг можно проследить на примере пятнистых тундр западной части полуострова. Отчетливо прослеживается возрастание к югу массы кустарников, менее четко — травянистых растений (осоковых, злаков и разнотравья). Такая же картина наблюдается и при анализе меридиональных изменений запасов отдельных кормовых групп видов (Щелкунова, 1980). Цветковые растения увеличивают свой запас с севера на юг весьма значительно, споровые — гораздо слабее.

Среди компонентов надземной биомассы растений основное место занимают мхи (30—70 % в разных подзонах). Для таймырских тундр характерно доминирование трех—четырех относительно эвтрофных видов мхов — *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare* — основных эдификаторов смешанно-моховой формации, сообщества которой широко распространены на плакорах подобласти субарктических тундр. Ни к западу, ни к востоку от Таймыра эти виды не играют столь существенной роли в сложении напочвенного покрова, выступая лишь как содоминанты. Подобный состав мхов, вероятно, определяется такими свойствами почв Таймыра, как слабокислая реакция, высокая емкость обмена, высокая, нередко близкая к полной степень насыщенности

ТАБЛИЦА 3

Сравнительная характеристика структуры фитомассы повышенных и пониженных элементов микро- и нанорельефа в пятнистых тундрах и на болотах Таймыра

Фитомасса и ее структура	Пятнистые тундры								Тундровые болота			
	дриадово-осоково-моховая северная полоса				кустарничково-осоково-моховая средняя полоса				полигональное болото		плоскобугристое болото	
	Западный Таймыр, Тарея		Восточный Таймыр, Бикада		Западный Таймыр, Агапа		Восточный Таймыр, Ары-Мас		Западный Таймыр, Тарея		Западный Таймыр, Агапа	
	валик	ложбина	валик	ложбина	валик	ложбина	валик	ложбина	валик	ложбина	бугор	блюдце
Общий запас фитомассы, г/м²	9320	7199	5525	6378	6900	9190	7170	11050	10741	24158	5120	9650
В ее составе												
доля подземной, %	93	90	86	82	88	93	79	86	82	97	85	88
доля надземной, %	7	10	14	18	12	7	21	14	18	3	15	12
Доля отдельных групп видов в составе надземной биомассы растений, %												
Мхи	56	93	58	88	33	56	Нет данных		86	79	34	28
Лишайники	18	2	7	2	21	0	То же		1	0	11	0
Кустарники	4	3	0.4	3	0	32	» »		14	0	24	39
Кустарнички зимнезеленые	14	3	23	3	20	0	» »		2	0	18	0
Кустарнички листопадные	—	—	—	—	1	8	» »		—	—	0	19
Осоки	6	5	10	3	23	3	» »		0.1	21	11	12

ТАБЛ

Запасы и структура надземной биомассы растений некоторых

Зональная приуроченность	Район, пункт	Географическая широта	Литературный источник	Растительное сообщество
Средняя полоса субарктических тундр	Марресале, Ямал	69°40′	Данные настоящей работы	Кустарниково-лишайниково-моховая тундра
Южная полоса субарктических тундр	Походск, Якутия	69°10′	Андреев и др., 1978	Кочкарная пушицевая тундра Мелкобугорковая кустарничковая тундра
	Воркута, северо-восток европейской части	67°30′	Шамурин, 1970	Ерниково-лишайниково-моховая тундра Ивово-ерниково-моховая тундра Ивово-ерниково-моховая бугорковая тундра
	Хибины, Кольский п-ов	67°30′	Манаков, 1970	Кустарничково-лишайниковая тундра Кустарниково-кустарничковая тундра
			Чепурко, 1966	Ерниково-вороничная тундра
	Култушное, Корякское нагорье	около 61°	Вихирева—Василькова и др., 1964	Пятнистая осоково-лишайниково-мохово-кустарничковая тундра Бугорковая осоково-лишайниково-мохово-кустарничковая тундра Горная кустарничковая тундра
Лесотундра	Сивая Маска, Коми АССР	66°30′	Игнатенко, Норин Рахманина, 1973	Ерниковая кустарничково-моховая тундра
	Харп, Западная Сибирь	66°30′	Гашева, 1974	Ерниково-кустарничково-зеленомошная тундра
			Gorchacovsky, Andrejashkina, 1972	Кустарниково-моховая тундра Пятнистая кустарничково-моховая тундра

основаниями, что в свою очередь связано с преобладанием в илистой фракции почв монтмориллонита и обилием в крупных фракциях почв богатых основаниями первичных минералов. Это подтверждается высокой зольностью мхов и высоким (по сравнению с другими провинциями) содержанием в их золе кальция, калия и магния (Васильевская, 1980).

Преобладание мхов в надземной части и их ведущая роль в процессе формирования верхних органогенных горизонтов почв и слоя тундрового войлока в значительной мере определяют оторфованность, грубогумусность органогенных и гумусоаккумулятивных горизонтов почв. Гумусовый горизонт дерновых почв тундровых лугов и луговин, лишенных мохового покрова, характеризуется наибольшей степенью разложенности органического вещества и специфичностью гумуса. С общими запасами фитомассы, интенсивностью ее прироста и разложения теснейшим образом связана морфология различных типов и подтипов тундровых почв, в частности такой важный признак, как мощность органогенного и гумусоаккумулятивного горизонтов. Суммарная мощность органогенных горизонтов в тундровых глееватых гумусных и типичных почвах составляет 4—5, в тундровых глеевых перегнойных и торфянистых — 12—13, болотно-тундровых — 12, болотных — 24 см. В этой же последовательности увеличивается и надземная биомасса (соответственно указанным типам почв — 140, 400, 700, 900 г/м^2 и более), возрастают опад (10, 30, 110, 130 г/м^2) и мортмасса горизонта тундрового войлока (50, 640, 1150, 1310 г/м^2).

Свойственная растительности тундровой зоны выраженная горизонтальная неоднородность отражается в неравномерном распределении фитомассы и ее компонентов по площади. Элементы горизонтальной структуры фитоценозов приурочены, как правило, к элементам криогенного микро- и нанорельефа поверх-

ИЦА 4

типов тундр различных районов Крайнего Севера

Надземная биомасса, г/м²			Надземная биомасса отдельных групп видов, г/м²							
			деревянистые			травянистые			мхи	лишайники
всего	цветковые	споровые	всего	кустарники	кустарнички	всего	осоковые и злаки	разнотравье		
313	71	242	58	Нет данных		12	8	4	173	58
603	530	63	421	То же		109	109	Нет	63	Нет
237	230	6.3	229	»	»	1.3	1.3		4.2	2.1
375	53	322	47	47	Нет	6	6		168	154
667	307	360	303	299	4	4	3	1	324	36
475	200	275	198	153	45	2	2	Нет	221	54
622	392	230	392	90	302		Нет			230
772	726	46	724	183	541	2	Нет	2	1	45
475	454	21	552	103	349	1.8	Нет данных		11	10
479	218	261	195	Нет	195	23.1	22.4	0.7	183	79
471	264	207	249	»	249	15.2	15	0.2	96	111
105	80	25	78	»	78	1.8	1	0.8	Нет	25
1269	373	896	350	266	84	23	23	Нет	856	40
562	362	200	357	270	87	5.5	5.5	»	187	13
635	204	431	197	133	64	7	7	»	Нет данных	
575	237	338	235	123	112	2	2	»		

ности. Различия в растительности положительных и отрицательных элементов связаны с неравномерным перераспределением снега зимой и влаги летом, различиями в температуре приземного воздуха и почвы, интенсивности ветра, глубине протаивания и др.

Анализ структуры фитомассы микрогруппировок на положительных и отрицательных элементах нанорельефа, проведенный для нескольких мозаичных и комплексных фитоценозов (табл. 3), показал, что всюду, кроме северных субарктических тундр, общий запас фитомассы и доля в нем надземной части выше в микропонижениях.

Структура надземной биомассы на отдельных элементах микро- и нанорельефа различается для тундровых и болотных фитоценозов. В тундрах в понижениях выше процент мхов, на микроповышениях больше цветковых, особенно зимнезеленых кустарничков и осок. К положительным элементам приурочены в основном арктические и аркто-альпийские виды (*Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Carex ensifolia* subsp. *arctisibirica*), а к отрицательным — виды более широкого, гипоарктического ареала, часто находящиеся близ северной границы своего распространения и тяготеющие в силу этого к более защищенным местообитаниям (*Vaccinium uliginosum*, *Salix glauca*, *Eriophorum angustifolium* и др.).

Ранее была установлена прямая зависимость биомассы гипоарктических кустарничков и кустарников, осок, пушиц, большинства видов злаков и разнотравья от мощности снежного покрова, влажности и температуры почвы и обратная зависимость от этих факторов биомассы аркто-альпийских кустарничков и лишайников (Поспелова, 1974).

Величины годичного прироста (продукции) фитомассы имеются для отдельных фитоценозов полосы северных и средних субарктических тундр западного

Таймыра (Богатырев, 1976; Шамурин и др., 1975). Годичная продукция складывается из прироста массы зеленых частей цветковых растений, которые целиком отмирают осенью того же года, многолетних (зеленых и скелетных) частей, вещество которых аккумулируется на более длительный срок, прироста мхов и лишайников. Исходя из имеющихся данных годичный прирост надземной биомассы составляет в средних субарктических тундрах 15—20 % от ее величины, в северных — 6—7. С учетом массы растений, идущей в опад или остающейся на корню в виде ветоши или войлока, чистый годичный прирост биомассы в надземной сфере составляет 2.5—3.5 % от общей ее величины. Имеются данные, свидетельствующие о тесной связи прироста фитомассы с погодными условиями вегетационного периода, в частности с ходом среднесуточной температуры воздуха и почвы и ходом оттаивания почвы (Полозова, Шамурин, 1970; Поспелова, 1972); аналогичные выводы были сделаны при изучении годичной продукции тундр Зауралья (Минеева, 1981). Максимальный прирост приходится на наиболее теплый период (для Таймыра это конец июля—начало августа), то же относится и к линейному приросту отдельных частей растений (Поспелова, 1972; Виталь, 1978, 1980).

Заканчивая обзор, посвященный продуктивности тундр Таймыра, следует обратить внимание на довольно высокие по сравнению с другими районами тундровой зоны СССР значениями некоторых ее показателей. Для примера приведем несколько конкретных значений величины надземной биомассы растений — показателя, менее варьирующего по площади, чем подземная масса, и поэтому более достоверного. Согласно данным табл. 1, в плакорных сообществах северной полосы субарктических тундр Таймыра (73°30′—74°50′ с. ш.) она составляет от 533 до 654, средней (71°30′—72°30′ с. ш.) — от 475 до 1080 г/м^2 (по Ары-Масу берутся значения только для плакорных пятнистых тундр). Это примерно соответствует значениям того же показателя для южных субарктических тундр Якутии, северо-востока европейской части СССР, лесотундры Зауралья, горных тундр Хибин и Корякского нагорья, т. е. территорий, располагающихся намного южнее (табл. 4).

Биомасса цветковых растений северных (92—192 г/м^2) и средних (234—480 г/м^2) субарктических тундр Таймыра сравнима со значениями соответствующего показателя южных субарктических тундр европейского северо-востока (53—307 г/см^2) и Якутии (230—530 г/м^2), а также лесотундры Зауралья (204—237 г/м^2). Значения ее составляющих близки для этих районов, только осоковых на Таймыре заметно больше (31—95 г/м^2). Исключение составляют кочкарные тундры Якутии, где осоковых значительно больше в основном за счет доминанта — *Eriophorum vaginatum*.

Так же высока по сравнению с другими районами биомасса споровых, особенно мхов; только с восточно-европейскими тундрами таймырские имеют одинаковый порядок ее величин. Лишайников, напротив, на Таймыре меньше, чем в других провинциях, — 30—75 г/м^2, тогда как в восточно-европейских тундрах их значения достигают 154, в тундрах Хибин — 230, а в тундрах Корякского нагорья — 111 г/м^2.

Причина высоких значений надземной биомассы растений и ее отдельных компонентов, по всей видимости, заключается в относительно благоприятных для тундровой зоны условиях существования растительности Таймыра. Прежде всего это богатый геохимический фон, обусловленный поступлением обогащенных основаниями минералов группы монтмориллонита с твердым стоком с плато Путорана и высоким уровнем карбонатности четвертичных отложений, а также континентальный климат с относительно высокими летними температурами. Таймыр — единственное место в Субарктике, где тундровая растительность существует в условиях резко континентального климата, в удалении от океана, охлаждающее влияние которого в летние месяцы сглаживается горами Бырранга. Интересно, что такие же чрезвычайно высокие для своей зоны значения надземной биомассы имеют тундры Канадского Арктического архипелага (90—110 г/м^2 при равном участии цветковых и споровых — Bliss, Kerik, 1973), почвообразующие породы которого имеют также карбонатную природу. Эти тундры близки к таймырским и по составу доминантов, особенно в моховом ярусе, к тому же для них характерна столь же высокая зольность мхов (2.5—5.0 %).

Выводы, полученные в результате проведенного анализа, вполне согласуются с теми, которые были сделаны в других обобщающих работах (Alexandrova, 1970; Андреяшкина, 1980). Однако поскольку сведения о продуктивности отдельных участков Субарктики СССР пока еще немногочисленны и в ряде случаев мало достоверны из-за возможных методических ошибок, связанных с малым объемом выборки, они могут быть впоследствии расширены и дополнены по мере публикации новых данных.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. — Комаровские чтения, XXIX. Л.: Наука, 1977. 187 с. — *Андреев В. Н., Галактионова Т. Ф., Говоров П. М. и др.* Сезонная и погодовая динамика фитомассы в субарктической тундре. Новосибирск: Наука, 1978. 191 с. — *Андреяшкина Н. И.* Продуктивность растительности приуральского сектора Субарктики и других районов Крайнего Севера. — В кн.: Продуктивность и рациональное использование растительности Урала. Свердловск : УНЦ АН СССР, 1980, с. 74—89. — *Богатырев Л. Г.* Биологический круговорот в тундрах Западного Таймыра: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1976. 19 с. — *Васильевская В. Д.* Почвообразование в тундрах Средней Сибири. М.: Наука, 1980. 234 с. — *Виталь А. Д.* Сезонная динамика прироста арктических растений по наблюдениям на Западном Таймыре. — В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л.: Наука, 1978, с. 58—71. — *Виталь А. Д.* О связи линейных приростов побегов и листьев арктических растений с ходом температуры и ритмом фенологического развития. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры. Л.: Наука, 1980, с. 97—104. — *Вихирева-Василькова В. В., Гаврилюк В. А., Шамурин В. Ф.* Надземная и подземная растительная масса некоторых кустарничковых сообществ Корякской Земли. — Проблемы Севера, 1964, вып. 8, с. 130—147. — *Гашева А. Ф.* Запасы фитомассы некоторых сообществ стационара «Харп». — В кн.: Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск : УНЦ АН СССР, 1974, с. 106—107. — *Гортинский Г. Б., Калинина А. В., Понятовская В. М.* К уточнению терминологии при изучении первичной биологической продуктивности. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973, с. 58—71. — *Игнатенко И. В., Кнорре А. В., Ловелиус Н. В., Норин Б. Н.* Запасы фитомассы в типичных растительных сообществах лесного массива «Ары-Мас». — Экология, 1973, № 3, с. 36—43. — *Игнатенко И. В., Норин Б. Н., Рахманина А. Т.* Круговорот зольных элементов и азота в некоторых биогеоценозах восточноевропейской лесотундры. — В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан : ДВНЦ АН СССР, 1973, с. 335—350. — *Манаков К. Н.* Продуктивность и биологический круговорот в тундровых биогеоценозах Кольского полуострова. Л.: Наука, 1970. 159 с. — *Матвеева Н. В.* Растительность окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л.: Наука, 1978, с. 72—113. — *Матвеева Н. В., Полозова Т. Г., Благодатских Л. С., Дорогостайская Е. В.* Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, т. 2. Л.: Наука, 1973, с. 7—49. — *Минеева О. Н.* Особенности роста однолетних побегов кустарников и кустарничков лесотундры Зауралья. — В кн.: Структура и функционирование биогеоценозов Приобского Севера. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981, с. 20—26. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983, с. 93—94. — *Норин Б. Н., Игнатенко И. В., Кнорре А. В., Ловелиус Н. В.* Растительность и почвы лесного массива «Ары-Мас» (Таймыр). — Бот. журн., 1971, т. 56, № 9, с. 1272—1283. — *Павлова Е. Б.* О растительной массе тундр Западного Таймыра. — Вестн. МГУ, сер. биол., почв., 1969, № 6, с. 62—67. — *Полозова Т. Г., Шамурин В. Ф.* Сезонная динамика развития надземной массы тундровых фитоценозов Западного Таймыра. — В кн.: Продуктивность биоценозов Субарктики. Свердловск: УФ АН СССР, 1970, с. 53—54. — *Поспелова Е. Б.* О годичном приросте надземной фитомассы некоторых тундровых кустарников. — Вестн. МГУ, сер. биол., почв., 1972, № 3, с. 50—55. — *Поспелова Е. Б.* Структура и пространственное распределение растительной массы в основных растительных сообществах стационара «Агапа». — В кн.: Почвы и продуктивность растительных сообществ, т. 2. М.: Изд-во МГУ, 1974, с. 48—66. — *Поспелова Е. Б., Жаркова Ю. Г.* Растительный покров и фитомасса основных растительных сообществ стационара «Агапа». — В кн.: Почвы и продуктивность растительных сообществ, т. 1. М.: Изд-во МГУ, 1972, с. 55—80. — *Толмачев А. И.* Флора центральной части Восточного Таймыра. — Тр. Полярной комис., 1932, т. 8, с. 5—126; т. 13, с. 5—75. — *Ходачек Е. А.* Растительная масса тундровых фитоценозов Западного Таймыра. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 7, с. 1059—1073. — *Храмов А. А.* О терминах и понятиях системы продуктивности. — Раст. ресурсы, 1970, т. 6, № 1, с. 119—127. — *Чепурко Н. Л.* Биологическая продуктивность и потребление минеральных элементов в лесном и тундровом ландшафтах Хибинских гор. — Вестн. МГУ, сер. геогр., 1966, № 1, с. 59—66. — *Шамурин В. Ф.* Запас фитомассы в некоторых тундровых сообществах района Воркуты. — В кн.: Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар: Коми книжн. изд-во, 1970, с. 25—28. — *Шамурин В. Ф., Александрова В. Д., Тихомиров Б. А.* Продуктивность тундровых сообществ. — В кн.: Ресурсы биосферы, т. 1. Л.: Наука, 1975, с. 12—24. — *Щелкунова Р. П.* Особенности зонального распространения кормовой фитомассы на Таймыре. — Бюлл. научн. техн. инф. НИИСХ Крайнего Севера, 1976, вып. 11, с. 10—15. — *Щелкунова Р. П.* Растительность и кормовые ресурсы для оленеводства Таймыра: Автореф. дис.

. . . докт. биол. наук. Новосибирск, 1980. 43 с. — *Alexandrova V. D.* The vegetation of the tundra zones in the USSR and data about its productivity. — In.: Proc. of the Conf. on productivity and conservation in northern Circumpolar lands, Edmonton, 1969, 1970, IUCN Publ. new series, N 16, p. 93—114. — *Bliss L. C.*, Kerik I. Primary production of the plant communities of the Truelove Lowland, Devon Island, Canada-rock outcrops. — In: Proc. of the Conf. on Primary production and production processes, Tundra Biome. Edmonton, 1973, p. 2 — 36. — *Gorchacovsky P. L.*, *Andrejashkina N. I.* Productivity of some shrub, dwarf shrub and herbaceous communities of the forest tundra. — In.: Proc. IV Int. Meet. on the Biol. Prod. of tundra, Leningrad, Oct. 1971. Stockholm: 1972, p. 113—116.

Московский государственный университет,
Москва.

Получено 22 VII 1982

SUMMARY

The close connection between the productivity indices of tundra ecosystems and ecological conditions was found out. On the territory of Taimyr Peninsula the profound growth of all indices of biological productivity of placor tundras was observed from north to south. With the growth of climatic continentality from west to east there is a gradual decline of a general stock of phytomass at the expence of decrease in the amount of dead organic residuals, the aboveground plant biomass (living parts) having close values. Among different components of aboveground plant biomass mosses are dominating (30—70 % in different subzones).

Characteristic is the prevalence of comparatively eutrophic species of mosses. High productivity of tundra landscapes of Taimyr is connected both with climatic conditions (comparatively warm summer) and with geochemical background of soil-forming rocks and soils themselves (dominance of minerals of montmorillonite group in silts and prevalence of minerals of basic trapp formation rich in iron — in major fractions).

СООБЩЕНИЯ

УДК 576.3 : 005 : 582.948.2

Т. Н. Попова, Е. А. Земскова

К КАРИОСИСТЕМАТИКЕ РОДА *ONOSMA* (*BORAGINACEAE*)

T. N. POPOVA, E. A. ZEMSKOVA. TO THE CARYOSYSTEMATICS OF THE GENUS *ONOSMA* (*BORAGINACEAE*)

Кариологически изучены 2 вида типовой секции рода *Onosma*, относящиеся к 2 различным подсекциям: *O. caucasica* (2n=28, подсекция *Onosma*) и *O. microcarpa* (2n=16, подсекция *Haplotricha*), для последнего вида число хромосом и кариотип исследованы впервые. Обобщены сведения о числах хромосом 31 вида рода *Onosma*, из них один вид принадлежит секции *Aponosma*, 30 — секции *Onosma*, в том числе 18 видов относятся к типовой подсекции и 12 — к подсекции *Haplotricha*.

Классификация рода *Onosma* L.,[1] насчитывающего около 150 видов, разработана все еще неудовлетворительно (Ball, 1972; Riedl, 1967, 1978). Для европейских видов P. Ball не дает внутриродового деления (Ball, Riedl, 1972), для малоазиатских видов Riedl (1978) приводит 3 секции: монотипную *Podonosma* (Boiss.) Guerke, олиготипную *Protonosma* M. Pop. и типовую, включающую большинство видов рода. Секция *Onosma* разделена по характеру опушения листьев на 2 подсекции — типовую и *Haplotricha* (Boiss.) Guerke. Последняя подсекция является гетерогенной; так, в нее включен *O. sericea* Willd. — вид, по мнению ряда авторов, относящийся к секции *Aponosma* A. DC. (например: M. Попов, 1953; Черепанов, 1973).

В последнее время большое внимание уделяется кариологическому изучению этого рода. Изучено свыше 30 видов, преимущественно секции *Onosma* (табл. 1 и 2), сведения о некоторых видах приводились под различными названиями, ныне рассматриваемыми в качестве синонимов или иногда подвидов. На материале с территории СССР изучены 5 видов, относящихся к секции *Onosma* (табл. 1 и 2): у *O. armeniaca*, *O. taurica* Pall. ex Willd. определены числа хромосом, у *O. caucasica*, *O. polyphylla* Ledeb., *O. setosa* изучены кариотипы, и один вид — к секции *Aponosma* — *O. sericea*, у которого также изучен кариотип.

Е. А. Земскова определила числа хромосом и изучила кариотипы 2 видов секции *Onosma*, относящихся к разным подсекциям: *O. microcarpa* (*Haplotricha*) и *O. caucasica* (*Onosma*).

Методика

Определение чисел хромосом и изучение морфологии хромосом проводили на давленых препаратах кончиков корней проростков семян. Для предобработки использовали насыщенный раствор монобромнафталина в течение 1.5—2 ч. Затем корни фиксировали ацеталкоголем (1 : 3) и окрашивали по Фёльгену. Измерения хромосом проводили на 5 метафазных пластинках.

---

[1] До последнего времени в литературе варьирует грамматический род названия *Onosma*. Первоначально К. Линней (Linné, 1762) определил его как женский, и многие авторы следовали этому (Bieberstein, 1808; Decandolle, 1846; Stroh, 1939; Ball, 1972; Ball, Riedl, 1972; Попова, 1979, 1980; Черепанов, 1981). Однако E. Boissier (1879), М. Г. Попов (1953), позднее H. Riedl (1967, 1978), H. Teppner (1981) использовали родовое название *Onosma* как существительное среднего рода, что противоречит совету 75 А.2 (b) «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (1980 : 65): «Новообразованным сложным названиям, оканчивающимся на . . .-osma (современная транскрипция греческого слова женского рода osmé). . ., дается женский род».

ТАБЛИЦА 1

Числа хромосом видов подсекции *Haplotricha* (Boiss.) Guerke (incl. sect. *Heterotricha* Boiss.)

Вид	Ареал	n	2n	Происхождение материала	Автор
Onosma arenaria Waldst. et Kit.	Юго-вост. Европа и юг Центр. Европы		24—26,	Венгрия	Pólya, 1950
			12	»	Baksay, 1957
O. arenaria subsp. *arenaria*	То же		20	Австрия, Бургенланд, Нижняя Австрия	Teppner, 1971
O. arenaria subsp. *pennina* Br.-Bl.	Южн. Швейцария, Сев. Италия		20	Швейцария	То же
O. arenaria×*O. visianii*			23	Австрия, Нижняя Австрия	» »
O. armeniaca Klok. ex M. Pop.	Южн. Закавказье, Сев. Анатолия		12	Алма-Ата, Бот. сад	Grau, 1968 («*O. armena*»), см.: Teppner, 1971, 1974
			12	СССР, Кавказ	Матвеева, Тихонова, 1969
O. fastigiata (Br.-Bl.) Br.-Bl. ex Lacaita	Центр. и Южн. Франция, Сев.-зап. Италия	12	24	Юго-вост. Франция, Альпы, Морен	Tissot-Daguette, 1973a, b
		6	12	Франция, Приморские Альпы	Tissot-Daguette, 1973b
O. frutescens Lam.	Центр. и Южн. Греция, Эгейские острова		14	Греция, Аркадия	Grau, 1964
			14	Греция	Teppner 1971
O. graeca Boiss.	Южн. Греция, Эгейские острова		14	Греция, Аттика	Grau, 1968
O. hispida Wall. ex G. Don fil.	Зап. Гималаи, Пакистан, Афганистан		12	Зап. Пакистан	То же
			12	Вост. Афганистан	
O. microcarpa Stev. ex DC.	Закавказье, Иран, Ирак, Малая Азия, Сирия		16	СССР, Закавказье: Армения, Грузия	Земскова (настоящая работа)
O. polyphylla Ledeb.	Крым, Зап. Кавказ		20	СССР, Крым, Ялта, Никитский бот. сад	Teppner, 1971
O. setosa Ledeb.	Юго-восток европ. части СССР, Казахстан, Кавказ		12	СССР, Киев, Бот. сад (Кавказ)	То же
O. tricerosperma Lag. subsp. *hispanica* (Degen et Hervier) P. W. Ball	Центр. и Южн. Испания		12	Испания, пров. Альмерия	Tissot-Daguette, 1973b
			24	Испания, пров. Мурсия	То же
O. vaudense Gremli	Зап. Швейцария, Вост. Франция		20	Франция, Сейлак	Tissot-Dageutte, 1973a; Favarger, 1971
O. visianii Clementi	Центр. и Юго-вост. Европа	9	18	Австрия, Нижняя Австрия	Teppner, 1971
			18	Венгрия, Будакалас, Бот. сад	То же
		9	18	Югославия, Хорватия (Кроация)	» »
			18	Югославия, Герцеговина	» »

ТАБЛИЦА 2

Числа хромосом видов подсекции *Onosma* (subsect. *Asterotricha* (Boiss.) Guerke)

Вид	Ареал	n	2n	Происхождение материала	Автор
Onosma alborosea Fisch. et C. A. Mey. (=*O. cinerea* Schreb.)	Турция, Сев. Ирак, Сев. Сирия		42+1B	ФРГ, Франкфурт-на-Майне, Бот. сад	Teppner, 1971
			21+1B	ГДР, Галле, Бот. сад	То же
		7	14	Англия, Кью, Бот. сад (Анатолия)	Tissot-Daguette, 1973a (sub *O. cinerea*)
			43, 44 (30+14)	Турция, Ичель	Teppner, 1974, 1980
O. caucasica Levin ex M. Pop.	СССР, Большой Кавказ		28	СССР, Сев. Кавказ	Матвеева, Тихонова, 1969
		14	28	СССР, Москва, Бот. сад ВИЛР (Сев. Кавказ)	Teppner, 1971
			28	СССР, Сев. Кавказ Карачаево-Черкесская АО	Земскова (настоящая работа)
O. echioides L. (incl. *O. angustifolia* Lehm.), *O. javorkae*	Италия, Сицилия, Зап. районы Балканского п-ова: Югославия, Албания		14	Италия, Апулия	Grau, 1968
			14	Италия, Абруцция	Teppner, 1971
		7	14	Англия, Кью, Бот. сад	Tissot-Daguette, 1973a
O. gigantea Lam.	Южн. Турция, Палестина, Зап. Сирия		16	Израиль, Иерусалим, Бот. сад	Teppner, 1974
O. helvetica Boiss. subsp. *helvetica*	Юго-зап. Альпы	14	28	Италия	Grau, 1964
	Швейцария, Италия	14	28	Швейцария	Favarger, 1971
	Франция	13, 14		Франция	Tissot-Daguette, 1973a
O. helvetica subsp. *austriaca* (Beck) Teppner	Вост. Австрия, Венгрия	13	26	Австрия, Нижняя Австрия	Teppner, 1971
O. helvetica subsp. *fallax* (Borb.) Teppner (=*O. arenaria* Waldst. et Kit. subsp. *fallax* (Borb.) Jáv.)	Сев.-зап. часть Балканского п-ова	13	26	Югославия: Хорватия, Герцеговина, Сербия (Кроация)	То же
O. heterophylla Griseb. (=*O. tubiflora* Velen.)	Балканский п-ов, Южн. Румыния	13	28	Югославия, Бот. сад Скопье (Македония)	» » (sub *O. tubiflora*)
		13	26	Югославия, Бот. сад. Скопье	Teppner, 1971
O. inexspectata Teppner	Южн. Турция, Аманус	7	14	Турция, Аманус	Teppner, 1974, 1980
O. javorkae Simonk.	Зап. часть Балканского п-ова		14+1B	Италия, Триест	Teppner, 1971
		7+1B	14	Югославия: Хорватия, Герцеговина (Кроация)	То же

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	Ареал	n	2n	Происхождение материала	Автор
Onosma kurdica Teppner	Иранский Курдистан		30	Иранский Курдистан	Teppner, 1974 (sub *O. rascheyana* Boiss.), 1980
O. leptantha Heldr.	Южная Греция	11	22	Греция, Пелопоннес, хр. Тайгет	Teppner, 1981
O. montana Sibth. et Smith (=*O. pallida* Boiss., *O. aucheriana* auct. non DC.)	Южн. часть Балканского п-ова, Эгейский р-н		14	Греция, Беотия	Grau, 1968 (sub *O. pallida*); Teppner, 1971 (sub *O. aucheriana*)
O. pygmaea Riedl	Греция	11+ +1—3B	22, 22+о—1B	Греция, Македония	Teppner, 1981
O. sanguinolenta Vatke	Юго-вост. Турция, Ирак	15	30	Турция, Мардин	Teppner, 1974, 1980
O. sorgeri Teppner	Турция, Центр. Анатолия	7	14, 14+2B	Турция, Сивас	Teppner, 1980
O. stellulata Waldst. et Kit.	Зап. Югославия		28	Англия, Ипсуич	Britton, 1951
		11	22	Югославия, Хорватия (Кроация)	Teppner, 1971
			22	Югославия, Герцеговина	То же
		11		Югославия, Хорватия (Кроация), хр. Велебит	Teppner, 1981
O. taurica Willd. (incl. *O. cinerascens* Rubёl et Br.-Bl.)	Крым, Кавказ, Малая Азия, Сирия	7	14	Швеция, Стокгольм	Britton, 1951
			14	СССР, Кавказ	Матвеева, Тихонова, 1969
			26	Киев, Бот. сад (Крым)	Teppner, 1971
		7	14	Киев, Бот. сад	Tissot-Daguette, 1973a
O. tornense Jav.	Юго-вост. Чехословакия, Сев.-вост. Венгрия		14	Чехословакия, Кишице, Бот. сад (хр. Торна)	Baksay, 1957
		14	28	Чехословакия, Братислава, Бот. сад (Турна)	Uhrikova, Murin (Ind.Slov. fl. 1, 1967)
		7		Чехословакия, Либерец, Бот. сад	Teppner, 1971
O. tridentina Wettst. (=*O. helvetica* subsp. *tridentina* Wettst.)	Сев.-вост. Италия, Сев.-зап. Югославия		28	Италия	Grau, 1964

Результаты исследования

Секция *Aponosma*

Кариологически изучен только *O. sericea* — своеобразный полукустарниковый вид, произрастающий в Закавказье, Центральном Иране и Малой Азии, для которого на материале из Армянской ССР было определено число хромосом 2n=16 (Tissot-Daguette, 1973a; Teppner, 1974). Число 2n=12 (Grau, 1968) для этого вида в дальнейшем не подтверждено (Teppner, 1971, 1974; Tissot-Daguette, 1973a), по-видимому, видовая принадлежность семян определена неверно (семена получены из Алма-Атинского ботанического сада). Как указывалось выше, Riedl (1978) относит этот вид к типовой секции (подсекции *Haplotricha*). Мы придерживаемся в этом отношении мнения М. Г. Попова (1953) до разработки системы рода в целом.

Подсекция *Haplotricha* секции *Onosma*

O. microcarpa. Число хромосом и кариотип изучены впервые, материал собран Т. Н. Поповой из 5 популяций (АрмССР, Кафанский р-н, Гехи, 1700 м над ур. м., 1969, LE; там же, оз. Севан, зап. побережье, 2000 м над ур. м., 1970, LE; там же, Кафанский р-н, Гярд, 1500 м над ур. м., 1972, LE; ГССР, окр. Боржоми, 1000 м над ур. м., 1980, LE; там же, окр. Тбилиси, 800 м над ур. м., 1982, LE). Для всех популяций определено одно число хромосом 2n=16 (рис. 1, *а*; 2, *а*). Длина хромосом 5.1—2.7 мкм. Кариотип представлен метацентрическими хромосомами (по терминологии, предложенной Н. Д. Агаповой, В. Г. Грифом, 1981). Хромосомные пары близки по степени асимметрии. Значение центромерного индекса в пределах хромосомного набора — 44—40 %.

По размеру хромосом можно выделить 3 группы: 1 — I и II пары хромосом с длиной 5.1—5.0 мкм; 2 — III—VII пары — 4.2—3.5 мкм; 3 — VIII пара, 2.7 мкм, III пара хромосом спутничная.

Число хромосом 2*n*=16 ранее было известно только для двух видов *Onosma*, для других видов подсекции *Haplotricha* не приводилось. Иногда в эту подсекцию включают *O. sericea* (2n=16) (см. секцию *Aponosma*), хорошо морфологически обособленный вид, который выделяется по жизненной форме, строению эрем, срастанию долей чашечки, опушению листьев и др.

М. Попов (1953) считал *O. microcarpa* гибридогенным видом, возникшим от скрещивания *O. armeniaca*×*O. rupestris* Bieb. (приоритетное название последнего вида — *O. tenuiflora* Willd.).

O. microcarpa отличается от *O. armeniaca* рядом признаков — окраской и размером венчика, короткой чашечкой, мелкими эремами, общим габитусом. Число хромосом у *O. armeniaca* (2n=12) — также другое. *O. armeniaca* близка к *O. setosa* и иногда с ней объединяется (Попова, 1980), числа хромосом этих видов одинаковы. От многолетнего скального вида *O. tenuiflora* даже мелкоцветковые экземпляры *O. microcarpa* легко отличить по наличию у последнего длиннощетинистого опушения долей чашечки изнутри, тогда как у *O. tenuiflora* чашечка внутри короткоопушенная (Левин, неопубликованные данные). Ареал *O. microcarpa* обширен, кроме Закавказья, этот вид встречается в Иране и Тур-

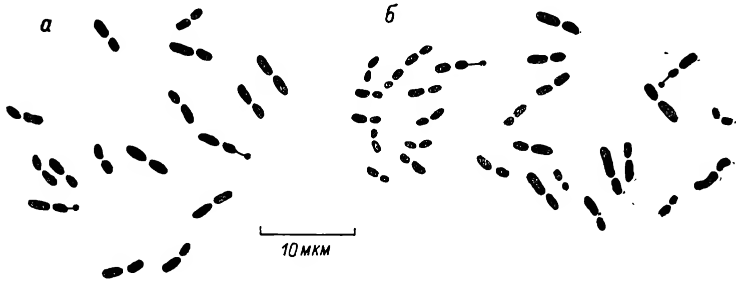


Рис. 1. Метафазные пластинки двух видов рода *Onosma*.

Здесь и на рис. 2: *а* — *O. microcarpa*, *б* — *O. caucasica*.

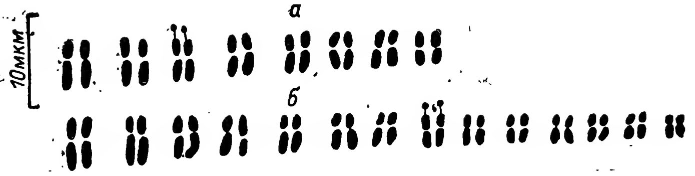


Рис. 2. Хромосомы двух видов рода *Onosma*.

ции, экологические типы этого вида многочисленны: к югу уменьшаются размеры растений, возрастает плотность расположения щетинок в опушении листьев. Однако гибриды нами не выявлены. В пределах рода *Onosma* описаны гибриды европейских видов *O. arenaria* subsp. *arenaria*×*O. visianii* (2n=23, Teppner, 1971), *O. fastigiata*×*O. helvetica* (2n=12, 20, 21, 27, 29); высказано предположение о гибридном происхождении *O. vaudense* (Tissot-Daguette, 1973a).

Третий вид рода *Onosma*, имеющий 2n=16, — *O. gigantea* (Малая Азия) — один из 2 видов двухлетних астеротриховых оносм, принадлежит типовой подсекции. Как видно из табл. 1, виды подсекции *Haplotricha* кариологически весьма различны (n=6, 7, 8, 9, 10), что характерно и для других родов сем. *Boraginaceae* (Britton, 1951). Основное число x=7 известно также для викарного североамериканского рода *Onosmodium* Michx. (Grau, 1968). В роде *Onosma* оно обычно у видов типовой подсекции, а в подсекции *Haplotricha* встречается только у двух видов из Южной Греции — *O. frutescens* и *O. graeca*.

Подсекция *Onosma* секции *Onosma*

O. caucasica. Кариотип изучен на материале из 2 популяций с Северного Кавказа (Карачаево-Черкесская АО, верховья р. Марухи, 1700 м над ур. м., 1981, Т. Н. Попова, LE; Кабардино-Балкарская АССР, Чегемский р-н, левый берег р. Чегем, выше с. Хуштосырт, Скалистый хребет, 1600 м над ур. м., 1983, Т. Н. Попова, LE). Для обеих популяций определено число хромосом 2n=28. Длина хромосом 4.8—2.0 мкм. Кариотип представлен метацентрическими хромосомами. Значение центромерного индекса — 46—39 %. По размеру хромосом их можно отнести к трем группам: 1 — I—IV пары хромосом с длиной 4.5—4.0 мкм; 2 — VI—XI, 3.4—2.6 мкм; 3 — XII—XIV, 2.3—2.0 мкм. VIII пара хромосом спутничная (рис. 1, *б*; 2, *б*). Выявленные нами данные по числу хромосом этого вида совпадают с полученными ранее на препаратах материнских клеток пыльцы (Teppner, 1971) для растений с Северного Кавказа.

Образцы *O. caucasica* раньше приводились под названием *O. stellulata* — узкоареальный вид из северо-западной Югославии, от которого *O. caucasica* отличается как морфологически (Попова, 1979), так и кариологически: у *O. stellulata* 2n=22 (Teppner, 1971, 1981). Под названием *O. stellulata* указывались и другие виды, например *O. echioides* L., *O. taurica* (Lacaita, 1924). Число 2n=28, приписываемое *O. stellulata* (Britton, 1951), по-видимому, определено на неверно идентифицированном материале.

O. caucasica описан с верховьев р. Кубани, его ареал ограничен верхнегорным и субальпийским поясами Большого Кавказа.[2] Близкий к нему вид *O. levinii* T. N. Pop. встречается на известняках восточного Азербайджана и Дагестана. Весь комплекс кавказских форм этой группы еще требует изучения, однако несомненно, что *O. caucasica* морфологически и кариологически хорошо отличается от *O. taurica*, произрастающего в юго-восточной Европе, Крыму, на Кавказе и в Малой Азии. Большинство исследователей приводят для *O. taurica* 2n=14.

Подсекция *Onosma* в морфологическом отношении более гомогенна и кариологически более однородна, чем подсекция *Haplotricha* (табл. 2). Большинство видов типовой подсекции имеет основное число x=7, таким образом, *O. gigantea* (n=8) в этой подсекции кариологически обособлена. Число хромосом 2n=16 в настоящее время известно для 3 видов, морфологически весьма различных: в типовой секции у *O. gigantea* (подсекция *Onosma*), *O. microcarpa* (подсекция *Haplotricha*), *O. sericea* (секция *Aponosma*).

---

[2] Во «Флоре Турции» Riedl (1978) ошибочно приводит в качестве синтипов этого вида образцы из Азербайджана и Дагестана; кроме того, для *O. stellulata* var. *kubanica* N. Pop. автором разновидности является M. Pop., а не N. Pop., как указывает Riedl (см.: Н. Попов, 1912; Попова, 1979).

ЛИТЕРАТУРА

Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1280—1288. — *Матвеева Т. С., Тихонова А. Д. Onosma* L. — В кн.: Хромосомные числа цветковых растений/Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1969. 927 с. — *Международный* кодекс ботанической номенклатуры, принятый Двенадцатым Международным ботаническим конгрессом. Ленинград, июль, 1975 г. Л.: Наука, 1980. 284 с. — *Попов М. Г.* Род Оносма — *Onosma* L. — В кн.: Флора СССР, т. 19. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 184—231. — *Попов Н. П.* Род *Onosma* L. во флоре Крыма и Кавказа. — Тр. Тифл. бот. сада, 1912, вып. 12, кн. 2, с. 121—157. — *Попова Т. Н.* Оносмы (*Onosma* L.) секции *Onosma* Крыма и Кавказа. I. — Нов. сист. высш. раст., т. 15 (1978). Л.: Наука, 1979, с. 203—212. — *Попова Т. Н.* Род *Onosma* L. — В кн.: Флора Армении, т. 7. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1980, с. 205—215. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л.: Наука, 1973. 668 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Baksay* L. The chromosome numbers and cytotaxonomical relations of some European plant species. — An. Hist. Nat. Mus. Hung., s. n., 1957, t. 8, p. 169—174. — *Ball P. W. Onosma* L. — Bot. J. Lin. Soc., 1972, vol. 65, N 4, p. 353—354. — *Ball P. W., Riedl H. Onosma* L. — In: Flora Europeae, vol. 3. Cambridge: Univ. Press, 1972, p. 89—94. — *Bieberstein* (*Marschall*) *F. A.* Flora taurico-caucasica, t. 1. Charkoviae, 1808. 428 p. — *Boissier E.* Flora orientalis, t. 4. Basileae, Genevae et Lugduni, 1879. 1276 p. — *Britton D. M.* Cytogenetic studies on the *Boraginaceae.* — Brittonia, 1951, vol. 7, N 4, p. 233—266. — *Candolle A. P. de.* Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. . ., t. 10. Parisiis, 1846. 679 p. — *Favarger G.* Recherches cytologiques sur quelques *Onosma* d'Europe occidental. — An. Nat. Mus. Wien, 1971, Bd 75, S. 59—65. — *Grau J. Onosma* L. — In: Documented chromosome numbers of plants. — Madroño, 1964, vol. 17, N 8, p. 266—268. — *Grau J.* Cytologische Untersuchungen an Boraginaceen. I. — Mit. Bot. Staatssamml. München, 1968, Bd 7, S. 277—294. — *Index* of chromosome numbers of Slovakian flora. Part 1.— Chair of Systematic Botany of natural sciences of Comenius university. Bratislava, Czechoslovakia, 1967, S. 1—29. — *Lacaita C. C.* The Onosmas of Linnaeus and Sibthorp, with a note on those of Tournefort's Herbarium. — J. Lin. Soc. London (Bot.), 1924, vol. 46, p. 387—400. — *Linné C.* Species plantarum, ed. 2, t. 1. Holmiae (Stockholm), 1762. 928 p. — *Pólya L.* Chromosome numbers of Hungarian plants. II. — An. Biol. Univ. Debrec., 1950, p. 46—56. — *Riedl H. Onosma* L. — In: *Rechinger K. H.* Flora Iranica, N 48, Graz, 1967, S. 169—212. — *Riedl H. Onosma* L. — In: *Davis P. H.* Flora of Turkey, vol. 6. Edinburgh, 1978, p. 326—376. — *Stroh G.* Die Gattung *Onosma* Linn. — Beih. Bot. Centralbl., 1939, Bd 59B, Hf 2—3, S. 430—453. — *Teppner H.* Cytosystematic, bimodale Chromosomensatze und permanente Anorthoploidie bei *Onosma* (*Boraginaceae*). — Österr. Bot. Zeitschr., 1971, Bd 119, S. 196—233. — *Teppner H.* Karyosystematik einiger asiatischer Onosma—Arten (*Boraginaceae*), including *O. inexpectatum* Teppner, sp. nov. — Plant. Syst. Evol., 1974, vol. 123, N 1, S. 61—82. — *Teppner H.* Die Onosma alboroseum-Gruppe (*Boraginaceae*). — Phyton (Austria), 1980, vol. 20, fasc. 1—2, p. 135—157. — *Teppner H.* Karyosystematik von *Onosma stellulatum*, *O. pygmaeum* und *O. leptenthum* (*Boraginaceae*). — Bot. Jahrb. Syst., 1981, Bd 102, Hf 1—4, S. 297—306. — *Tissot-Daguette M.* Recherches cytotaxonomiques sur le genre *Onosma.* — Ber. Schweiz. Bot. Ges., 1973a, Bd 82, N 4, S. 291—299. — *Tissot-Daguette M.* Sur quelques *Onosma* (Boraginacées) d'Europe occidentale. — Bul. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat., 1973b, t. 96, p. 41—49.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Поступило 25 XI 1983.

УДК 582.26 : 591.471.1 (571.66)

Е. Г. Лупикина, И. В. Макарова

НОВЫЕ ДАННЫЕ О СТРУКТУРЕ ПАНЦИРЯ ДВУХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *CAMPYLODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ ВЕРХНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ДОЛИНЫ Р. ПАХЧИ (ЦЕНТРАЛЬНАЯ КАМЧАТСКАЯ ДЕПРЕССИЯ)

LUPIKINA E. G., MAKAROVA I. V. NEW DATA ON THE FRUSTULA STRUCTURE IN THE TWO REPRESENTATIVES OF THE GENUS *CAMPYLODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*) FROM UPPER PLEISTOCENE DEPOSITS OF THE PAKHCHI RIVER VALLEY (CENTRAL KAMCHATKIAN DEPRESSION)

Описываются две разновидности *Campylodiscus noricus*, одна — новая для науки, выявленная с помощью электронной микроскопии.

В вулканогенно-осадочных отложениях позднеплейстоценового возраста в долине р. Пахчи обнаружен богатый комплекс пресноводных диатомей, в котором с высокой численностью встречаются представители рода *Campylodiscus* Ehr. Наряду с типовой разновидностью *C. noricus* Ehr. значительную долю в танатоценозе составляют две формы, близкие к типовой и свидетельствующие о значительном полиморфизме этого вида в плейстоценовое время. Полиморфизм *C. noricus*, возможно, связан с относительной древностью изученного вида или влиянием вулканизма на палеоводоем.

По данным световой микроскопии (СМ), встреченные нами представители рода *Campylodiscus* близки к *C. noricus* var. *hibernicus* (Ehr.) Grun. и *C. lacus baicali* Skv., но изучение при помощи сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) показало их существенные отличия от названных таксонов.

К настоящему времени в литературе имеются данные о структуре створок некоторых видов рода *Campylodiscus*, полученные при использовании метода электронной микроскопии. С помощью трансмиссионного электронного микроскопа изучены створки 5 видов (Okuno, 1954; Geissler, Gerloff, 1963; Helmcke, Krieger, 1964), а СЭМ — 13 представителей этого рода (Paddock, Sims, 1977; Montgomeri, Miller, 1978).

Мы при помощи СЭМ Stereoskan 600 изучили круг форм *C. noricus*, что дало возможность расширить и значительно дополнить диагноз одной уже известной разновидности этого вида и описать новую разновидность. Электронные микрофотографии выполнены при участии инженера Н. Д. Серебренниковой, за что авторы выражают свою признательность.

Электронно-микроскопическое изучение морфологии описываемых таксонов способствовало выявлению деталей структуры створок, что вызвало необходимость ввести новые термины:

Ложное ребро (pseudocosta) — слабовыпуклая складка на наружной и внутренней поверхностях створки, имеющих небольшие полости в краевой зоне створки (табл. I, *4—6*).

Лакуна (lacuna) — округлое углубление, которым заканчивается вогнутая часть складки (ложного ребра) у края створки на ее внутренней поверхности (табл. II, *3а*, *6а*).

Балка крыла (vollicula) — образование из сплошного кремнезема, не имеющее внутренней полости, в поперечном сечении треугольное или трапециевидное, ее внутренний край является одновременно частью наружной стенки лакуны (табл. II, *3в*, *7в*).

Campylodiscus noricus var. costatus Grun.

Панцирь низкоцилиндрический, седловидно-изогнутый, иногда изогнут также по одному или двум секторам, большей частью с пояском, 46—100 мкм в диам., 5—7 мкм выс. (табл. I, *1—3*). Створки круглые или слегка вытянутые, с ромбическим, округло-ромбическим, иногда нечетких очертаний средним полем, варьирующим в размерах. Поверхность среднего поля с мелкобугристой структурой, видимой в СЭМ, иногда в центре его небольшая круглая площадка с более тонкой структурой или она бесструктурная (табл. I, *1*, *3*). Ложные ребра слабовыпуклые, расположены радиально, к центру створки сглаживаются, 2—3.5 в 10 мкм, поверхность их с шипиками в 1—2 ряда (табл. I, *1*, *4*), гранулами (табл. I, *5*, *7*) или шипиками и гранулами (табл. I, *6*). Структура между ложными ребрами представлена нежными радиальными рядами точечных штрихов, 11—18 в 10 мкм (табл. I, *5*). Каналовидный шов без развитой наружной щели (табл. I, *4*). Киль развит слабо; окна крыла округло-квадратные, 3—4 в 10 мкм; балки крыла субвертикальные, 3.5—4 в 10 мкм (табл. II, *3*).

На внутренней поверхности створки прикраевая зона имеет менее выраженные (сглаженные) ложные ребра, чем на внешней поверхности (табл. II, *1*, *2*). Средняя часть створки большей частью ровная, реже слабо и неправильно волнистая. Ультраструктура представлена нежными рядами радиальных штрихов, 20—25 в 10 мкм; лакуны округлые (с 1 или 2 портулами), 3—3.5 в 10 мкм (табл. II, *3*).

Обнаружена в водно-ледниковых верхнеплейстоценовых отложениях в долине р. Пахчи у западного подножия вулкана Острый Толбачик, в составе танатоценоза, где доминируют *Cyclotella bodanica* Eulenst. и другие виды этого рода.

Примечание. *Campylodiscus noricus* var. *costatus* отличается от *C. noricus* var. *hibernicus* формой среднего поля и характером расположения шипиков. По данным СЭМ, для *C. noricus* var. *costatus* характерно иное расположение балок крыла («каналов крыла») по сравнению с *C. noricus* var. *hibernicus*. У *C. noricus* var. *hibernicus* балки крыла проектируются на ложные ребра наружной поверхности створки (Paddock, Sims, 1977, p. 319, fig. 46); по нашим наблюдениям на материале из долины р. Пахчи, у *C. noricus* var. *costatus* балки крыла располагаются между ложными ребрами наружной поверхности створки. Названные разновидности по данным СЭМ различаются также характером щели каналовидного шва.

Campylodiscus noricus **Ehr. var.** ***undulatus*** **Lupik. et. Makar. var. nov.**

Панцирь низкоцилиндрический, седловидно изогнут по длинной оси, большей частью с пояском, 106—176 мкм в диам., 10—18 мкм выс. Створки округлые, с хорошо развитым крылом, с продолговато-эллиптическим средним полем, занимающим ее выпуклую среднюю часть (табл. 1, *8*, *9*). Поверхность среднего поля ровная или слабоволнистая, реже уплощенная в средней части; ультраструктура его представлена тонкими пунктирно-прерванными штрихами, образующими радиальные, местами короткие параллельные и пересекающиеся ряды, 30—35 в 10 мкм (табл. I, *10*). Ложные ребра выпуклые, грубые, слабо уплощающиеся по направлению к среднему полю, 1.3—1.5 (редко 3) в 10 мкм; поверхность их с шипиками, расположенными большей частью неравномерно или в 1—2 ряда, 2—3 шипика в 10 мкм; реже поверхность ложных ребер без шипиков. Ультраструктура наружной поверхности ложных ребер, так же как и вогнутых складок, разделяющих их, представлена радиальными рядами пунктирно-прерванных штрихов, 45—50 рядов в 10 мкм. Вогнутые складки, разделяющие ложные ребра, имеют иногда на наружном конце перед каналовидным швом небольшой участок с короткими, узкими и мелкими, радиально расположенными бороздками, 25 в 10 мкм (табл. I, *12*). Каналовидный шов без наружной щели; на наружной поверхности его находится узкая бороздка, прерванная на одном из полюсов и ограниченная двумя низкими выемками (табл. I, *11*). Киль хорошо развит; окна крыла округлые или продолговато-округлые, 1.5—3 в 10 мкм; балки крыла субвертикальные, проектируются между ложными ребрами наружной поверхности створки, 2—4 в 10 мкм (табл. II, *6*—*10*). Наружная поверхность стенок балок крыла с мелкими и частыми параллельными вертикальными тонкими бороздочками (табл. II, *8*).

На внутренней поверхности створки ложные ребра более сглаженные, чем на внешней поверхности (табл. II, *4*, *5*). Средняя часть створки вогнутая, с ровным или слабоволнистым рельефом. Ультраструктура представлена радиальными пунктирно-прерванными штрихами, 35—50 рядов в 10 мкм (табл. II, *11*).

Лакуны округлые или продолговато-округлые с одной или двумя портулами, 1—3 лакуны в 10 мкм (табл. II, *12*).

Найдена в водно-ледниковых верхнеплейстоценовых отложениях в долине р. Пахчи у западного подножия вулкана Острый Толбачик, в танатоценозе совместно с *Campylodiscus noricus* var. *costatus* и видами рода *Cyclotella* Kütz.

Примечание. *Campylodiscus noricus* var. *undulatus* отличается от *C. noricus* var. *costatus* характером изогнутости створок, более развитым крылом, бóльшими размерами, очертанием среднего поля и характером расположения штрихов на его наружной поверхности, более нежными штрихами. При исследовании в СМ обнаруживает сходство по форме среднего поля с *C. lacus baicali* var. *annulatus* Skv., описание которого дано схематично.

ЛИТЕРАТУРА

Geissler U., *Gerloff J.* Electronenmikroskopische Beiträge zur Phylogenie der Diatomeenraphe. — Nova Hedw., 1963, Bd 6, S. 339—352. — *Helmcke J. G.*, *Krieger W.* Diatomeenschalen im elektronenmikroskopischen. Bild., 1964, Teil. 5. — *Montgomery R. T.*, *Miller W. J.* A taxonomic study of Florida keys benthic diatoms based on scanning electron microscopy, vol. 2, 1978, Pl. 1—204.— *Okuno H.* Electron-microscopie fine structure of fossil-diatoms. II. Trans. Proc. Paleont., Japan, vol. 14, p. 143—148. — *Paddock T. B. B.*, *Sims P. A.* A preliminary survey of the raphe structure of some advanced groups of diatoms (*Epithemiaceae—Surirellaceae*). — Beih. Nova Hedw., 1977, Hf 54, S. 291—322.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Поступило 12 VIII 1983.

УДК 581.543 : 531.42 : 58 Бот. журн., т. 70, № 2

В. Г. Папченков

К ИЗУЧЕНИЮ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ НАКОПЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ МАССЫ ГЕЛОФИТОВ

V. G. PAPCHENCOV. ON THE SEASONAL DINAMIC OF THE PHYTOBIOMASS ACCUMULATION IN THE HELOPHYTES

Показана сезонная динамика прироста гелофитов на примере чистых зарослей *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis* и *Typha angustifolia*. Выявлены сроки достижения данными видами максимальной биомассы.

Наиболее часто объектами изучения динамики накопления биомассы были наземные фитоценозы, растительность же водоемов в этом плане изучали крайне мало (Боруцкий, 1950; Красовская, 1956; Николаевская, Котова, 1957; Довбня, 1978). Между тем водные макрофиты являются важным источником питания ряда охотничье-промысловых животных и используются в сельском хозяйстве. В связи с этим перед нами стояла задача выявить характер роста побегов и динамику накопления биомассы в период вегетации у наиболее распространенных гелофитов.

Для исследований были выбраны чистые фитоценозы хвоща речного *Equisetum fluviatile* L., тростника обыкновенного *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. и рогоза узколистного *Typha angustifolia* L. Сообщества хвоща речного и тростника обыкновенного при максимальном развитии имели проективное покрытие 100%, сообщества рогоза узколистного — 60—70. Наблюдения за всеми тремя видами проводили в течение вегетационного периода 1980 г. в черте г. Казани на низком берегу оз. Кабан и параллельно (рогоз узколистный) — на мелководьях Куйбышевского водохранилища в районе впадения в него р. Свияги. Во всех случаях изучаемые ценозы произрастали на песчано-илистом грунте, в условиях насыщенной водой прибрежной отмели.

Методика исследований

Для изучения темпов прироста биомассы травянистых растений обычно используют метод укосов, для которых через определенные промежутки времени в одних и тех же фитоценозах закладываются серии пробных площадок. При этом необходимо наличие однородных и достаточно обширных сообществ, чтобы иметь возможность отбирать пробы в сходных условиях на протяжении всего периода наблюдений. Растительность большинства водоемов характеризуется высокой мозаичностью и малыми размерами многих ценозов. Здесь далеко не всегда можно подобрать сообщества с равномерным распределением растений на площадях нужной величины, поэтому для решения поставленной задачи мы избрали иной методический подход.

В основу определения динамики прироста массы побегов в сообществах гелофитов мы положили периодические измерения высоты всех растений на постоянной учетной площадке с одновременным отбором модельных побегов у произрастающих рядом с ней особей. Модельные побеги отбирали с таким расчетом, чтобы они отражали все разнообразие высоты растений на площадке в пределах классов высот с интервалом в 20 см (величина интервала установлена эмпирическим путем). Число отобранных побегов зависело от числа характеризуемых классов, т. е. от максимальной высоты растений. Для каждого класса отбирали не менее 3—5 побегов. В лабораторных условиях модельные побеги измеряли с точностью до 1 мм и взвешивали с точностью до 10 мг. Таким образом получали показатель массы побега, приходящейся на единицу его длины, выраженный в миллиграммах на сантиметр. Вычисляли средние значения по классам высоты и рассчитывали вес каждого измеренного побега в пределах учетной площадки. Суммируя их, получали вес сырой надземной массы растений на площадке с последующим пересчетом ее в биомассу с 1 м^2.

При измерениях растений учитывали также длину отмерших побегов или их частей. По соответствующим живым аналогам рассчитывали их вес, определяя таким образом величину опада между датами наблюдений.

Пробы модельных побегов высушивали в сушильном шкафу при температуре 65° С до постоянного веса. Это позволило определить влажность растений и ее динамику, а также пересчитать данные по биомассе на сухое вещество.

Для характеристики изучаемых фитоценозов мы использовали следующие признаки:

1. Число побегов — пересчитанное на 1 м^2 число побегов в пределах учетной площадки. Отдельно подсчитывали число побегов, появившихся вновь к дате учета.
2. Высота побегов — определяли как среднюю величину по высоте всех живых побегов на учетной площадке.
3. Влажность побегов — определяли как взвешенную среднюю (Лакин, 1973) по влажности модельных побегов с учетом среднего веса и числа растений в момент наблюдения. Такой способ расчета дает наиболее реальную величину влажности растений в сообществе.
4. Масса побегов, приходящаяся на 1 см их длины. Как рабочий расчетный показатель вычисляли в виде средней по классам высоты для модельных побегов. Как показатель, характеризующий динамику прироста растений в сообществе, — в виде взвешенной средней с учетом числа побегов разных классов высоты на площадке.
5. Сухая надземная биомасса — расчетная величина массы побегов в сообществе на дату учета. Способ расчета указан выше.
6. Опад — величина, рассчитываемая на дату учета с нарастающим итогом по длинам отмерших побегов и их частей и по весовому показателю массы, приходящейся на единицу их длины (см. выше).
7. Надземная биомасса плюс опад (сухой вес) — величина, отражающая динамику прироста всего органического вещества растений в надземной части сообщества.
8. Абсолютная скорость прироста надземной биомассы — разница между величинами биомассы в данную и предыдущую даты наблюдений, деленная на число суток между ними.

9. Относительная скорость прироста надземной биомассы — величина абсолютной скорости прироста, деленная на величину биомассы в момент учета. Этот показатель позволяет сравнивать интенсивность прироста массы растений независимо от их размеров и веса (Карманова, 1976).

10. Средняя скорость линейного прироста побегов — разница между средними высотами побегов на площадке для соседних дат учета, деленная на число суток между ними.

Хвощ речной изучали на площадке 25×25 см, тростник обыкновенный и рогоз узколистный — на площадках 50×50 см. Такие размеры учетных площадок были достаточными, чтобы иметь для замеров от 70 до 96 побегов хвоща речного, от 50 до 198 побегов тростника обыкновенного и 13—14 побегов рогоза узколистного.

Каждую площадку разбивали на 4 равных сектора, а секторы — на линии, в пределах которых побеги нумеровали. Такой прием позволял без специальных пометок или бирок легко находить нужные растения. Вновь появляющиеся побеги отмечались буквой «Н» с порядковым номером.

Используемый метод имеет свои преимущества: он не требует наличия обширных однородных фитоценозов; большое число измерений позволяет применять статистические методы обработки полученных материалов, которые дают разностороннюю характеристику динамики прироста растений в сообществе одновременно по многим показателям; позволяет проследить индивидуальные особенности линейного прироста и накопления растительного вещества побегами.

В качестве недостатков метода следует отметить большую трудоемкость работы, включающей в себя многочисленные промеры растений на площадках и в пробах и столь же многочисленные расчетные операции. Частые измерения растений приводят к их механическим повреждениям и некоторому угнетению. При многократном посещении площадок возле них уплотняется грунт, вытаптывается часть окружающих растений, что, очевидно, также неблагоприятно отражается на изучаемых объектах.

Несмотря на указанные недостатки, данный метод, нам кажется, наиболее приемлем при работе с гелофитами как высоко информативный и не требующий значительных площадей однородных фитоценозов.

Результаты исследований

Equisetum fluviatile. Наблюдения за хвощом речным были начаты 8 мая при средней высоте побегов 14.2 см. На учетной площадке в это время произрастало 70 экземпляров. Закончили наблюдения 22 июля, в этот день была взята лишь проба растений на влажность и определена биомасса вида в сообществе. Измерения не проводили, так как к этому времени у большинства побегов верхние части стеблей засохли и было отчетливо видно, что в целом фитоценоз закончил свое сезонное развитие. Затем, вплоть до заморозков, продолжали вегетировать только очень тонкие и большей частью полегающие боковые побеги, увеличивая весьма незначительно прирост чистой первичной продукции ценоза.

Как показали наблюдения, на протяжении всего периода вегетации у хвоща речного появляются новые побеги. Однако темпы этого процесса неравномерны. Максимальной величины они достигают во второй декаде мая (25.6 шт./м^2 в сутки). Затем наступает спад появления новых побегов с минимумом в конце мая—начале июня в фазу развития стробила и созревания спор. В это время наблюдаются усыхание и отмирание ряда побегов, что ведет к снижению их количества в фитоценозе (табл. 1). Следующий пик — 22.9 шт./м^2 в сутки — приходится на период массового распространения спор (первая декада июня). С окончанием спороношения вегетативное возобновление хвоща речного почти прекращается, и в дальнейшем, вплоть до конца вегетации, из грунта изредка появляются лишь единичные побеги.

Таким же образом по типу двувершинной кривой характеризуется и динамика абсолютной скорости прироста надземной биомассы хвоща речного. Максимальная скорость накопления биомассы отмечена в первой половине мая. Об этом максимуме наиболее отчетливо можно судить по относительной ско-

ТАБЛИЦА 1

Характеристика сезонной динамики накопления растительного вещества в сообществе *Equisetum fluviatile*

Признаки	Дата наблюдений								
	8 V	14 V	19 V	26 V	2 VI	9 VI	23 VI	2 VII	22 VII
Число побегов, шт./м^2	1120	1200	1328	1392	1375	1536	1536	1408	—
Высота побегов, см	14.2	23.0	29.3	38.9	48.3	52.7	64.1	68.9	—
Влажность побегов, %	90.3	88.5	87.7	87.5	84.2	85.2	84.3	83.9	81.5
Масса побегов, приходящаяся на 1 см их длины, мг/см	11.4	11.9	11.2	10.2	9.1	9.8	12.0	12.7	12.9
Сухая надземная биомасса, г/м^2	181	343	435	553	607	790	1184	1228	604
Опад, г/м^2	0.0	0.1	7.0	10.5	26.3	32.0	52.4	181.6	875.6
Надземная биомасса+ +опад, г/м^2	181	343	442	564	633	823	1237	1410	1480
Абсолютная скорость прироста надземной биомассы, г/м^2 в сутки	—	27.0	18.4	16.8	7.7	26.2	56.2	3.1	—69.3
Относительная скорость прироста надземной биомассы, % в сутки	—	7.9	2.4	3.0	1.3	3.3	4.7	0.2	—11.5
Средняя скорость линейного прироста побегов, см в сутки	—	1.7	1.6	1.4	1.8	1.5	1.1	0.9	—

рости прироста, выраженной в процентах и не зависящей от размеров растений (табл. 1). Далее скорость прироста падает до минимального значения в период созревания спор и вновь начинает возрастать с началом массового распространения спор, достигая второго пика к концу июня. На это время приходится максимальное развитие сообщества. Уже в начале июля ростовые процессы хвоща речного тормозятся и постепенно начинают преобладать процессы отмирания побегов, что к концу месяца приводит к высоким величинам опада и резкому сокращению биомассы (табл. 1).

При сопоставлении динамики скорости прироста биомассы и скорости линейного прироста побегов хвоща речного видно, что максимальная величина последнего приходится на 2 июня — время, когда скорость прироста биомассы имеет наиболее низкую величину между двумя пиками активности этого процесса (табл. 1), т. е. в данный период, совпадающий с развитием спор, наблюдается интенсивное вытягивание побегов в высоту при незначительном приросте в весе. С этим связано некоторое снижение массы побега, приходящейся на единицу его длины. С созреванием спор и началом их распространения скорость линейного прироста начинает падать, тогда как величина массы побегов, приходящейся на единицу их длины, возрастает. Последнее связано с тем, что в это время растут только молодые, недавно появившиеся из грунта побеги, тогда как взрослые уже заканчивают свое развитие и прекращают рост. Синтез же органических веществ в них продолжается, что вызывает увеличение веса побегов при неизменной их высоте.

В период спороношения происходит также резкое падение влажности хвоща речного с 87.5 до 84.2%. После распространения спор и отсыхания спороносных колосков влажность возрастает на 1%, а затем вновь начинает снижаться, продолжая общую тенденцию падения от 90.3% в начале вегетации до 81.5 в конце (табл. 1).

Таким образом, рост хвоща речного длится около 3 месяцев — от последней декады апреля до конца июля. Скорость роста побегов наиболее высока в начале вегетации. С развитием стробила и созреванием спор линейный прирост их прекращается. Скорость накопления растительной массы имеет два пика — в середине первого месяца вегетационного периода и во второй поло-

ТАБЛИЦА 2

Характеристика сезонной динамики накопления растительного вещества сообществом *Phragmites australis*

Признаки	Дата наблюдений										
	8 V	14 V	19 V	26 V	2 VI	9 VI	25 VI	2 VII	22 VII	8 VIII	25 VIII
Число побегов, шт./м²	220	260	300	360	456	468	500	576	696	732	792
из них проростков, шт./м²	44	20	40	88	112	36	60	120	312	440	512
Появилось новых побегов, шт./м²	—	40	40	60	100	36	60	76	180	112	64
Высота побегов, см	25.3	41.2	46.8	51.9	59.0	72.2	90.0	78.9	67.0	60.0	43.5
Влажность побегов, %	86.6	81.6	79.8	78.8	—	74.6	70.0	67.1	61.1	—	61.0
Масса побегов, приходящаяся на 1 см их длины, мг/см	11.3	15.8	18.6	21.4	21.5	22.5	23.0	23.5	21.1	20.6	19.9
Сухая надземная биомасса, г/м²	63	169	264	399	582	769	1067	1121	1099	1084	952
Опад, г/м²	—	—	0.5	0.5	2.0	7.8	31	53	113	181	268
Надземная биомасса+опад, г/м²	63	169	264	400	584	777	1098	1174	1213	1265	1265
Абсолютная скорость прироста надземной биомассы, г/м² в сутки	—	17.7	18.8	19.4	26.1	26.7	18.6	7.7	—1.1	—0.9	—7.8
Относительная скорость прироста надземной биомассы, % в сутки	—	10.4	7.1	4.8	4.5	3.5	1.7	0.7	—0.1	—0.08	—0.8
Средняя скорость линейного прироста побегов, см в сутки	—	3.2	2.3	2.1	2.4	2.5	3.1	0.9	0.3	0.09	0.04

вине июня, между которыми наблюдается резкое ее падение, связанное со спороношением растений. Максимальной величины биомасса сообщества хвоща речного достигает в начале июля. Затем над ростовыми процессами начинают преобладать процессы усыхания и отмирания побегов.

Phragmites australis. Наблюдения начаты 8 мая при плотности побегов в сообществе 220 шт./м², из которых 12.5% составляли молодые неразвернувшиеся проростки и 87.5 — побеги с 1—3 листьями; закончены 25 августа, в период цветения растений. Число побегов к этой дате достигло 792 шт/м², причем 65 % из них были проростками без развернутых листьев (табл. 2). Появление новых побегов шло на протяжении всего периода наблюдений и имело два пика активности. Первый отмечался в конце мая—начале июня и предшествовал колошению тростника обыкновенного. С началом колошения активность появления проростков резко упала. Затем, по мере завершения развития метелок, скорость вегетативного размножения стала вновь нарастать, достигнув максимума в конце июля перед началом цветения растений. Однако если до колошения почти все появляющиеся проростки быстро росли и развивались и только небольшая их часть отмирала, то в период колошения лишь немногие продолжали рост, а с началом цветения практически все проростки после выхода на дневную поверхность прекращали дальнейшее развитие, но не отмирали, очевидно, сохраняясь в таком состоянии до следующего вегетационного сезона. С зацветанием растений скорость линейного прироста снизилась почти до нуля. Скорость прироста растительной массы, постепенно снижающаяся с начала вегетации из-за возросшего опада и расхода энергии веществ на формирование и развитие репродуктивных органов, приобрела отрицательные значения. Замедление роста взрослых побегов и появление при этом новых привели к снижению средней высоты растений в фитоценозе (табл. 2).

ТАБЛИЦА 3

Характеристика сезонной динамики накопления растительного вещества сообществом *Typha angustifolia* на оз. Кабан

Признаки	Дата наблюдений								
	8 V	14 V	19 V	26 V	2 VI	9 VI	25 VI	22 VII	26 VIII
Высота побегов, см	30.7	45.9	58.4	71.6	93.8	108.4	113.7	139.6	128.6
Влажность побегов, %	89.2	87.6	88.2	88.3	—	87.1	87.4	82.7	83.0
Масса побегов, приходящаяся на 1 см их длины, мг/см	19.7	28.6	28.0	32.3	—	40.2	60.2	90.2	71.4
Сухая надземная биомасса, г/м^2	31.5	73.5	91.6	135.8	211.3	244.0	383.2	176.3	128.5
Абсолютная скорость прироста надземной биомассы, г/м^2 в сутки	—	7.0	3.6	6.3	10.8	4.7	8.7	—7.6	—1.4
Относительная скорость прироста надземной биомассы, % в сутки	—	9.5	4.0	4.6	5.1	1.9	2.3	—0.04	—0.01
Средняя скорость линейного прироста побегов, см в сутки	—	2.9	2.5	2.3	2.6	2.1	0.6	0.9	—0.3

Влажность побегов тростника обыкновенного постепенно падала с начала вегетации до колошения растений, оставаясь в дальнейшем на одном уровне. Происходило это на фоне одновременного нарастания величины массы побегов, приходящейся на единицу их длины, и биомассы фитоценоза (табл. 2).

Таким образом, максимальной величины биомасса в тростниковом фитоценозе достигла уже в начале июля на стадии колошения растений.

Typha angustifolia. Наблюдения вели на оз. Кабан с 8 мая по 26 августа, на протоке Свияжского отрога Куйбышевского водохранилища — с 22 мая по 20 августа.

Результаты исследований приведены в табл. 3 и 4. Растения рогоза узколистного в сообществе на оз. Кабан были повреждены насекомыми на стадии образования цветочной стрелки и не закончили своего развития. С конца июня по конец августа они находились в угнетенном состоянии, на многих побегах листья усыхали, и лишь в конце августа у них возобновился рост, поэтому

ТАБЛИЦА 4

Характеристика сезонной динамики накопления растительного вещества в сообществе *Typha angustifolia* на мелководьях Куйбышевского водохранилища

Признаки	Дата наблюдений						
	12 V	29 V	11 VI	18 VI	10 VII	17 VII	20 VIII
Высота побегов, см	67.7	104.0	157.9	173.3	188.7	190.7	205.9
Влажность, побегов, %	88.4	87.5	84.2	83.8	82.7	81.4	80.7
Масса побегов, приходящаяся на 1 см их длины, мг/см	23.2	28.8	55.3	67.9	91.9	117.0	200.9
Сухая надземная биомасса, г/м^2	69.7	131.4	383.9	523.9	759.5	984.5	1816.1
Абсолютная скорость прироста надземной биомассы, г/м^2 в сутки	—	8.8	19.4	20.0	10.7	32.1	24.4
Относительная скорость прироста надземной биомассы, % в сутки	—	6.7	5.1	3.8	1.4	3.2	1.3
Средняя скорость линейного прироста побегов, см в сутки	—	5.2	4.2	2.2	0.7	0.4	0.4

материалы наблюдений на озере отражают нормальное развитие рогоза узколистного только в период с мая по вторую декаду июня.

Более полную картину динамики прироста рогоза узколистного дают исследования на протоке. Они показали, что интенсивное нарастание биомассы идет в течение всего лета с некоторой задержкой в период формирования репродуктивных органов и цветения растений. Максимальной величины биомасса достигает ко времени созревания семян. Относительная скорость накопления растительного вещества наиболее высока весной и в начале лета. С началом бутонизации, приходящейся на середину июня, она начинает заметно снижаться, достигая минимума в первой декаде июля в период цветения. По окончании цветения скорость накопления биомассы вновь повышается до ее уровня в фазу бутонизации, а во второй половине августа, с началом созревания семян, снова продолжает общую тенденцию снижения. Скорость линейного прироста постоянно падает от весны к осени. Та же тенденция характерна и для динамики влажности побегов, которая интенсивно снижается с начала вегетации к наступлению плодоношения растений — периоду, когда почти полностью прекращается прирост побегов в длину, а увеличение их биомассы идет за счет накопления продуктов жизнедеятельности в запасающей паренхиме листьев.

В целом можно заключить, что максимальной биомассы чистые сообщества хвоща речного достигают в конце июня—начале июля, спустя 15—20 дней после окончания спороношения; сообщества тростника обыкновенного — в начале июля, с наступлением фазы колошения; рогоза узколистного — в конце августа—сентябре, в фазе плодоношения.

Скорость прироста биомассы у всех названных видов имеет тенденцию снижения от начала вегетации к ее завершению с резким падением в период развития у растений репродуктивных органов и цветения или спороношения.

Влажность побегов хвоща речного постепенно снижается от начала к концу вегетации, с максимальным темпом падения в период спороношения. Влажность тростника обыкновенного уменьшается до фазы колошения растений и затем стабилизируется. Влажность рогоза узколистного снижается синхронно с нарастанием его биомассы.

ЛИТЕРАТУРА

Боруцкий Е. В. Материалы по динамике биомассы макрофитов озер. — Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 1950, т. 2, с. 43—68. — *Довбня И. В.* О сезонном изменении фитомассы сообществ макрофитов. — В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл., № 37. Л.: Наука, 1978, с. 29—31. — *Карманова И. В.* Математические методы изучения роста и продуктивности растений. М.: Наука, 1976. 223 с.— *Красовская С. А.* Сезонная динамика продуктивности высшей водной растительности водоемов Хоперского заповедника. — Тр. Хопер. гос. заповед., 1956, вып. 2, с. 5—56. — *Лакин Г. Ф.* Биометрия. М.: Высш. школа, 1973. 343 с. — *Николаевская М. В.*, *Котова И. Н.* Наблюдения за процессом зарастания р. Усмани. — Тр. Воронеж. гос. заповед., 1957, вып. 7, с. 201—211.

Волжско-Камское отделение ВНИИ охотничьего хозяйства
и звероводства им. проф. Б. М. Житкова,
Казань.

Поступило 13 V 1982.

УДК 582.26 : 58; 581.4

Бот. журн., т. 70, № 2

К. М. Хайлов, Ю. К. Фирсов

РАСЧЕТ ВЕЛИЧИНЫ АССИМИЛЯЦИОННОЙ ПОВЕРХНОСТИ *SARGASSUM MIYABEI* (*SARGASSACEAE*) НА РАЗНЫХ УРОВНЯХ ОРГАНИЗАЦИИ

K. M. KHAILOV, Yu. K. FIRSOV. CALCULATION OF ASSIMILATION SURFACE AREA IN *SARGASSUM MIYABEI* (*SARGASSACEAE*) AT DIFFERENT LEVELS OF ORGANIZATION

В ботанической литературе, посвященной морским растениям, в противоположность литературе о высших наземных растениях редки оценки величины ассимиляционной поверхности. На примере *Sargassum miyabei* рассматривается схема морфометрии и расчетов, позволяющих вычислить величину ассимиляционной поверхности на уровне элементарных структур, ветвей разных порядков, целых слоевищ и популяции. Показаны некоторые аспекты вариабельности величины поверхности в разных условиях среды.

Особенность морских низших растений — питание их через поверхность таллома. Оно позволяет и в известной степени обязывает рассматривать фотосинтез, дыхание, выделение других продуктов жизнедеятельности в связи с параметрами поверхности — ее общей величиной S у целого растения или у отдельных органов и отношением поверхности к их массе S/W. Измерение и вычисление величин S и S/W (или W/S — поверхностной плотности листа) широко приняты в физиологии высших наземных растений. Считается важным также расчет интенсивности фотосинтеза на единицу ассимиляционной поверхности (Мокроносов, 1981; Расулов, Асроров, 1982). В экологии наземных растений, кроме того, рассчитывается индекс листовой поверхности — отношение совокупной поверхности листьев или ассимилирующей поверхности популяции к поверхности почвы (Росс, 1972; Нильсон, Росс, 1977; Злобин, 1981; Ничипорович, 1982).

Обмен через поверхность характерен для растений, обитающих не только в воздушной, но и в водной среде. Однако в физиологии и экологии водорослей ассимиляционная поверхность одноклеточных и многоклеточных форм, а тем более их популяций рассчитывается значительно реже. Даже в современных отечественных работах, посвященных пресноводному и морскому фитопланктону (Кондратьева, 1979; Финенко, 1979; Приймаченко, 1981) и высшим водным растениям пресных вод (Корелякова, 1977), параметры поверхности растений и растительности или фотосинтеза на единицу поверхности не приводятся. В физиологии морских многоклеточных водорослей вычисление величины поверхности, удельной поверхности и фотосинтеза на единицу поверхности сообщаются в целом ряде работ. Чаще всего эти параметры определяются на вырезках из слоевищ (King, Shramm, 1976) и на целых слоевищах, имеющих плоскую пластину типа ульвы или ламинарии (Lüning, 1980), реже — на слоевищах, состоящих из структур круглого сечения, например, цистозирах (Firsov, Khailov, 1979). Имеются данные и о площади поверхности некоторых популяций морских макрофитов (Firsov, Khailov, 1979; Хайлов, Парчевский, 1983).

Редкое обращение к параметрам ассимиляционной поверхности в ботанике и физиологии водных растений определяется и отсутствием традиции, и недостатком удовлетворительных методов, и трудоемкостью измерений, необходимых для расчета величины поверхности. Тем не менее имеется несколько методических разработок (Фирсов, 1979; Firsov, Khailov, 1979; Хайлов, Парчевский, 1983), в основе которых лежит следующая последовательность операций: морфометрия размерных или размерно-возрастных серий растений или отдельных органов, расчет S по данным морфометрии для достаточно большой выборки, представляющей более или менее широкий размерный ряд; получение регрессионного уравнения, связывающего S с одним или несколькими легко определяемыми морфологическими параметрами, и, наконец, использование этого уравнения (с учетом области его применения) для расчета S в любой выборке. Расчет по уравнению представляет собой весьма простую операцию, после чего необходима лишь оценка точности метода.

Цель настоящей работы — показать измерительную и расчетную стороны и проиллюстрировать некоторые результаты оценки величины ассимиляционной поверхности на примере *Sargassum miyabei* Yendo, предварительно выяснив, какие структуры и в какой мере способны к фотоассимиляции углерода.

Материал, обозначения и расчеты

Материал собран в августе 1975 г. на побережье о. Сахалин, в 1977 г. — на побережье о. Кунашир (пролив Кунаширский) и в 1979 г. — на побережье Японского моря в бухте Теликовского (мыс Гамова).

В ботанических описаниях *S. miyabei* (Петров, 1968; Перестенко, 1980) перечисляются следующие макроморфологические структуры взрослого растения, для которых мы вводим обозначения их поглощающей поверхности S: короткий ствол S_0, растущие на нем длинные (до 1—2 м — Петров, 1968) ветви первого порядка S_1, включающие в себя короткие ветви следующего второго порядка S_2 (рис. 1, *А*). Ветви второго порядка состоят из элементарных структур — филлоидов — с их поглощающей поверхностью $S_{\text{ф}}$ (рис. 1, *А*), осей третьего порядка S_{03}, воздушных пузырей $S_{\text{п}}$ и рецептакулов $S_{\text{р}}$ (рис. 1, *Б*). При такой организации слоевища его поверхность $S_{\text{сл}}$ равна

$$S_{\text{сл}} = S_0 + \Sigma S_1. \tag{1}$$

Поверхность ветви первого порядка в свою очередь равна поверхности оси первого порядка S_{01} и сумме поверхностей ветвей второго порядка:

$$S_1 = S_{01} + \Sigma S_2 + \Sigma S_{\text{ф}}. \tag{2}$$

Здесь $S_{\text{ф}}$ — филлоиды, сидящие в нижней части ветви первого порядка (рис. 1, *А*). У взрослого растения они составляют незначительную часть поглощающей поверхности ветви, так что членом $\Sigma S_{\text{ф}}$ в большинстве случаев можно пренебречь. В расчет поверхности всех ветвей первого порядка по уравнению (2) можно включать произведение среднего значения $\bar{S}_2$ на число ветвей n_2 на оси первого порядка

$$S_1 = S_{01} + \bar{S}_2 n_2. \tag{3}$$

Поверхность ветви второго порядка равна

$$S_2 = S_{02} + \Sigma S_{03} + \Sigma S_{\text{ф}} + \Sigma S_{\text{п}} + \Sigma S_{\text{р}}. \tag{4}$$

Массовым объектом морфометрии должны стать ветви второго порядка, наиболее многочисленные на слоевище. Для этой цели с двух растений о. Кунашир были взяты две выборки ветвей второго порядка (рис. 1, *Б*) объемом 27 и 40 экз. Выборки включали все ветви каждого растения от самых нижних (старых) до самых верхних (молодых). Сходство средних значений параметров по этим выборкам позволяет рассматривать в дальнейшем только бóльшую из них. У каждой ветви измерялись длина по оси второго порядка l_{02}, количество на ней осей третьего порядка n_{03}, сухая масса w_2, общее количество рецептакулов $n_{\text{р}}$, воздушных пузырей $n_{\text{п}}$, филлоидов $n_{\text{ф}}$, а также общая масса рецептакулов, воздушных пузырей, филлоидов и осей ($\Sigma w_{\text{р}}$, $\Sigma w_{\text{п}}$, $\Sigma w_{\text{ф}}$ и Σw_{03} соответственно). Рассчитаны ($\Sigma w/n$) — средние значения массы каждого из структурных элементов ($\bar{w}_{\text{р}}$, $\bar{w}_{\text{п}}$, $\bar{w}_{\text{ф}}$ и w_{03}). С тех же ветвей были взяты выборки рецептакулов, воздушных пузырей и филлоидов для индивидуальных промеров под бинокулярной лупой, на основании которых по формулам соответствующих геометрических фигур рассчитывали площадь поверхности каждой из структур (объем выборок 250—300 элементов каждого класса). Измерения поверхности элементарных морфоструктур и данные об их общем количестве в составе каждой ветви первого порядка позволили рассчитать общую поверхность структур каждого класса в составе ветви

$$\Sigma S_{03} = \pi D \Sigma l_{03}, \tag{5}$$

$$\Sigma S_{\text{р}} = n_{\text{р}} \bar{S}_{\text{р}}, \tag{6}$$

$$\Sigma S_{\text{п}} = n_{\text{п}} \bar{S}_{\text{п}}, \tag{7}$$

$$\Sigma S_{\text{ф}} = n_{\text{ф}} \bar{S}_{\text{ф}}. \tag{8}$$

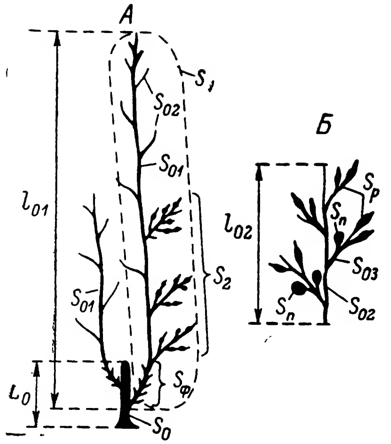


Рис. 1. Упрощенная схема слоевища *Sargassum miyabei* (*А*) и ветви второго порядка (*Б*).

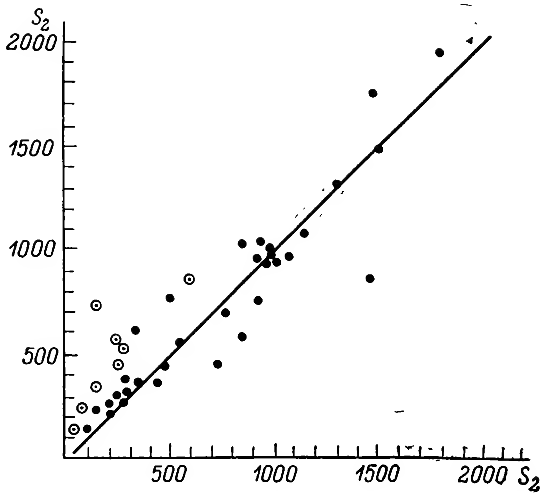


Рис. 2. Соотношение величин поверхности ветвей S_2, полученных на основе морфометрии и рассчитанных по уравнению (10).

По оси абсцисс — S_2 измеренная, мм^2; *по оси ординат* — S_2 расчетная, мм^2.

Суммируя эти величины и поверхность оси второго порядка S_{02}, получаем S_2 — поверхность каждой отдельной ветви

$$S_2 = S_{02} + \bar{S}_{\text{ф}} n_{\text{ф}} + \bar{S}_{\text{п}} n_{\text{п}} + \bar{S}_{\text{р}} n_{\text{р}}. \tag{9}$$

По матрице параметров ветвей второго порядка (20 столбцов×40 строк) были рассчитаны регрессионные одно- и двухпараметрические уравнения, связывающие величину S_2 с другими легко определяемыми признаками. Из них наиболее удобно для расчета S_2 двухпараметрическое уравнение

$$S_2 = 111 + 20w_2 - 1.48l_2. \tag{10}$$

Коэффициент множественной корреляции (S_2 с w_2 и l_2) равен 0.93. Критерии Стьюдента $T_W=8.5$ и $T_l=0.6$. Графическая проверка его адекватности (сопоставление непосредственно полученных значений S_2 для каждой ветви и рассчитанных по уравнению (10) — рис. 2) показывает удовлетворительный результат, за исключением самых нижних, деградирующих ветвей на оси первого порядка (на рис. 2 — точки, обведенные кружком). Хотя расчетное значение каждой отдельной ветви может отличаться от величины, основанной на прямой морфометрии, до 15 %, выборка из 10 ветвей достаточна для получения вполне надежного значения $\bar{S}_2$. Например, на основе индивидуальной морфометрии десяти ветвей $\bar{S}_2=11.2$ см^2, а расчет по уравнению (10) дает $\bar{S}_2=11.1$ см^2.

Имея индивидуальные или средние значения S_2, можно вычислить S_1 по уравнениям (2) или (3). Значения S_{01} рассчитывались по формуле усеченного конуса по длине l_{01} и двум измерениям диаметра оси первого порядка — у основания и верхней части. В тех случаях, когда допустим менее точный расчет, поверхность ветвей первого порядка можно узнать по их массе, используя график функции $S_1=f\,(w_1)$.

Имея значения S_1 по уравнению (1), легко вычислить поглощающую поверхность целого слоевища. Практически удобнее, сделав расчет S_1 для какой-либо выборки, построить график функции $S_{\text{сл}}=f\,(w_{\text{сл}})$ (см. ниже, рис. 7), который затем использовать для массового определения $S_{\text{сл}}$ в популяции. Поверхность популяции вычисляется как произведение средней поверхности слоевищ на численность растений N на учетной площадке

$$S_{\text{поп}},\ \text{м}^2 \cdot \text{м}^{-2} = \bar{S}_{\text{сл}} N. \tag{11}$$

Кроме морфологических, проводили физиологические исследования *S. miyabei* на островах Кунашир и Сахалин; к теме настоящей статьи относится лишь выяснение вопросов: поверхность каких именно структур и в какой мере может считаться ассимиляционной? Поскольку физиологическая методика описана ранее (Хайлов, Парчевский, 1983), мы приведем здесь лишь конечный результат оценки ассимиляционной способности различных структур.

Результаты и обсуждение

Аналогами листьев высших растений у *S. miyabei* являются филлоиды. Естественно думать, что поверхность других морфоструктур в какой-то мере также является ассимиляционной. Чтобы выяснить это, был проведен эксперимент, в котором целые ветви первого порядка *S. miyabei* (о. Кунашир) находились в растворе $NaHC^{14}O_3$ в условиях равной и максимальной освещенности, после чего определяли радиоактивность каждой структуры отдельно, поступление в нее радиоуглерода рассчитывали на единицу поверхности. На рис. 3 видно, что у всех морфологических элементов слоевищ величина их потенциального фотосинтеза обратно пропорциональна удельной поверхности, поэтому с точки зрения ассимиляционной величины интерес представляют все классы структур *S. miyabei*. Однако из рис. 3 непосредственно нельзя заключить, обеспечивают ли эти структуры одинаковый или разный вклад в общий фотосинтез ветви. Ясно, что это зависит от величины вклада филлоидов, осевых структур, рецептакулов и воздушных пузырей в общую поверхность ветви *S. miyabei*. Расчеты, сделанные для ветвей первого порядка длиной 34—45 см, достигших зрелости, показывают, что ветви второго порядка составляют 88 % поверхности, оси первого порядка — 9, филлоиды, находящиеся у основания ветви, — 3. Поверхностная площадь ветви второго порядка в среднем складывается из следующих составляющих: около 46 % приходится на долю рецептакулов, 32 — на долю воздушных пузырей, 10 — на ось второго порядка, 7—9 — на оси третьего порядка и 3—5 — на долю филлоидов.

Величина суммарной поверхности ΣS структур каждого класса зависит от их индивидуальной поверхности, которую проще всего рассчитывать как функцию индивидуальной длины (для рецептакулов и пузырей — рис. 4). Но в еще большей мере она зависит от числа структур каждого класса, которое увеличивается в размерном ряду ветвей весьма существенно. Для расчетов ΣS можно брать средние значения $\bar{S}$ структур каждого класса, но надо учитывать увеличение их общего числа. Практически удобно использовать уравнение (9).

График функции $S_2=f(w_2)$ удобен для более быстрого, но менее точного определения поверхности. Связь S с массой ветвей и целых слоевищ была известна и ранее (Khailov e. a., 1978; Фирсов, 1979). Наблюдая, как в разных условиях изменяется индивидуальная масса ветви, можно примерно судить об увеличении ее ассимиляционной поверхности. На рис. 5 показана связь длины ветви l_{02} и ее массы w_2 у слоевищ *S. miyabei*, растущих в разных условиях. На рис. 5, *Г* три кривые объединены, что позволяет видеть существенные различия в относительном изменении длины и массы ветвей. Эта особенность роста,

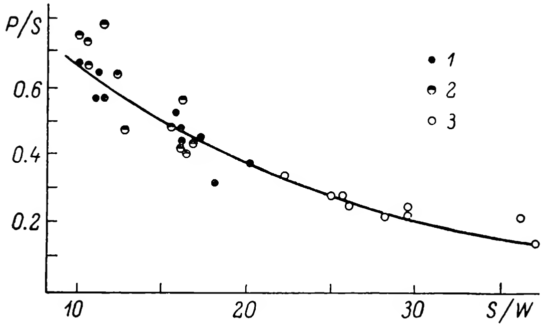


Рис. 3. Связь интенсивности фотосинтеза на единицу поверхности P/S (мкг $C \cdot мм^{-2} \cdot ч^{-1}$) с удельной поверхностью S/W ($мм^2 \cdot мг^{-1}$, сух. масса) у осевых структур (*1*), рецептакулов (*2*) и воздушных пузырей (*3*) *Sargassum miyabei*.

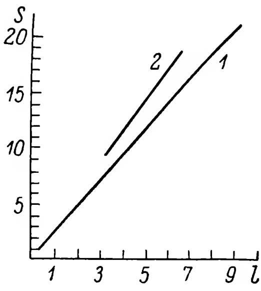


Рис. 4. Расчетное соотношение длины (мм) и поверхностной площади S ($мм^2$) у рецептакулов (*1*) и воздушных пузырей (*2*) *Sargassum miyabei*.

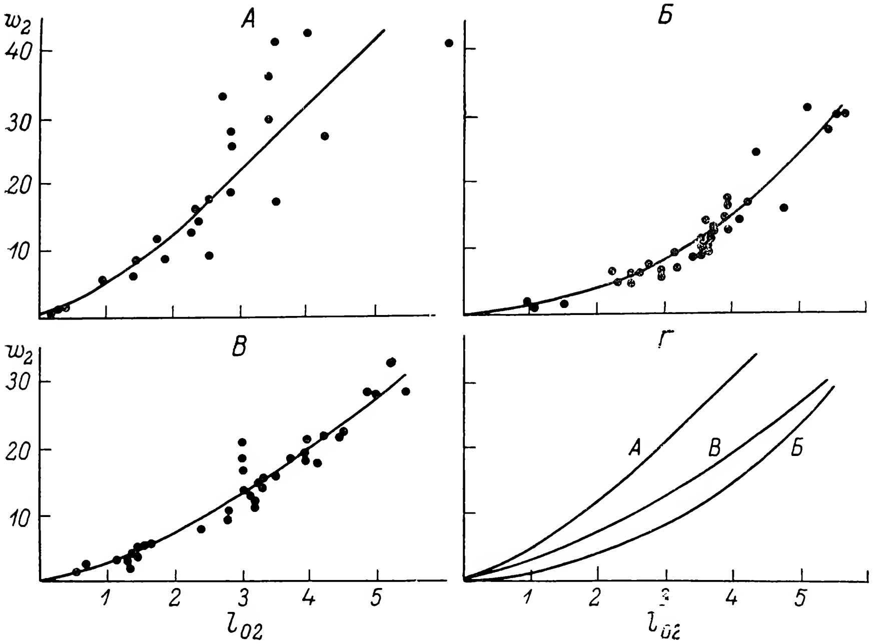


Рис. 5. Связь длины оси второго порядка l_{02} (см) с сухой массой w_2 (г) ветви второго порядка.

А — на о. Кунашир, *Б* — на о. Сахалин, *В* — в бухте Теликовского (мыс Гамова), *Г* — все три местообитания в одних координатах.

связанная с экологическими условиями или с генетическими различиями популяций *S. miyabei* островов Кунашир и Сахалин и бухты Теликовского, наглядно показывает, что двухпараметрическое уравнение (10), учитывающее и массу и длину ветви, имеет бóльшую широту применения, чем имело бы уравнение с одним из его членов. Предпочтительность двухпараметрического l—w уравнения для расчета ассимиляционной поверхности была показана и на других видах (Фирсов, 1979).

По результатам морфометрии воздушных пузырей, рецептакулов и осей второго порядка *S. miyabei* с о. Кунашир получено регрессионное уравнение для вычисления индивидуальной поверхности этих структур

$$S_{\text{п, р}} = 15.6w + 7.2l. \qquad (12)$$

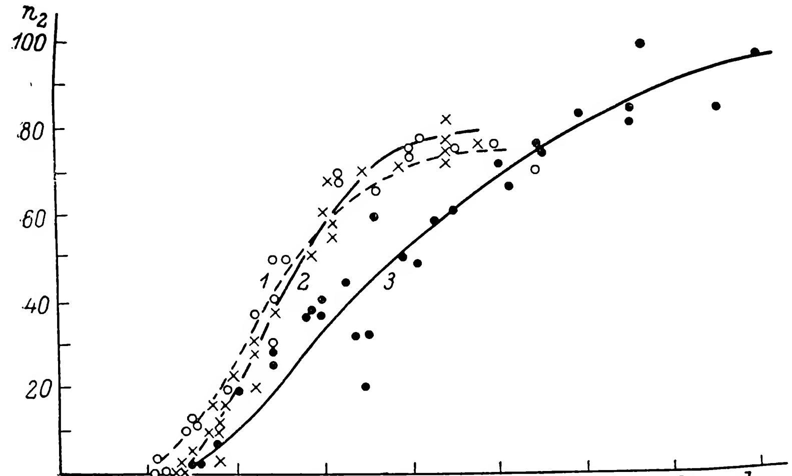


Рис. 6. Связь длины оси первого порядка l_{01} (см) с числом образовавшихся на ней ветвей второго порядка n_2 (экз).

1, *2* — у растений из бухты Теликовского; *3* — у растений с о. Кунашир.

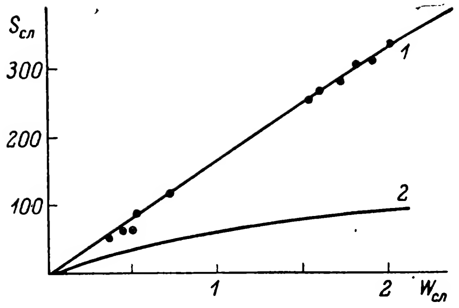


Рис. 7. Связь сухой массы целого слоевища саргасса $W_{сл}$, (г, сух. масса) и поверхностной площади живого слоевища $S_{сл}$ (см^2).

1 — *Sargassum miyabei*, 2 — *Cystoseira crinita* (Черное море).

Интересно было выяснить, не окажется ли это уравнение применимым также для расчета поверхности ветвей второго порядка. Проверка его адекватности показала, что уравнение (12) может использоваться и дает удовлетворительную сходимость при вычислении S_2 ветвей, сухая масса которых не превышает 30 мг. При $w_2 > 30$ мг лучше использовать уравнение (10).

Имея возможность простого и массового расчета поглощающей поверхности ветви второго порядка, уместно задаться вопросом, чем, помимо $\bar{S}_2$, определяется поверхность S_1. На рис. 6 показано, с какой частотой на оси первого порядка появляются ветви второго порядка и в какой мере эта частота изменчива. Кривые *1* и *2* на рис. 6 относятся к растениям из бухты Теликовского, причем одна выборка взята в затишном местообитании, под укрытием скал, а другая — в местообитании, расположенном в 10—15 м от нее, где подвижность воды значительно выше. Обе выборки взяты с одинаковой глубины — около 0.7 м. В обоих случаях образование ветвей второго порядка на оси первого порядка наблюдается по достижении последней 10—14 см. У затишной формы ветвление происходит несколько более интенсивно, чем у формы из подвижной воды, что может говорить о фенотипической пластичности этого признака. Кривая *3* относится к растениям с о. Кунашир. Начало появления ветвей второго порядка у них такое же, как и в бухте Теликовского, но частота ветвления значительно ниже. От числа ветвей второго порядка n_2 зависит и ассимиляционная поверхность оси первого порядка. У затишной формы *S. miyabei* из бухты Теликовского (рис. 6) n_2 коротких (до 30 см) ветвей больше, чем у растений из подвижной воды. Средняя масса и средняя поверхность ветвей затишной формы также выше у первых. Соответственно S_1 в затишном биотопе примерно в 2 раза превышает поверхность ветвей в подвижной воде.

Широкая вариабельность структурных элементов слоевища, показанная на рис. 5 и 6, позволяет предвидеть большую вариабельность величины поверхности целых слоевищ в разных условиях. Было бы затруднительно приводить в этой статье результаты расчетов $S_{сл}$ из разных биотопов. Ограничимся лишь примером расчета. Из уравнения (1) следует, что, кроме значений S_1, необходимо иметь величину поверхности ствола S_0. Но поскольку у сформированных растений она составляет всего 2—3 % от S_1, ею можно пренебречь. В таком случае поверхность слоевища с одной ветвью первого порядка можно рассчитывать по уравнению (2), или суммируя значения S_1, если ветвей несколько. Вычисленные таким образом значения $S_{сл}$ изображены на рис. 7 как функция массы слоевища W, для сравнения на том же рисунке нанесена кривая *2* $S_{сл}$ (W) для *Cystoseira crinita*, взятая из другой работы (Хайлов, Парчевский, 1983). Хотя выборка невелика, связь $S_{сл}$ (W) можно считать близкой к линейной (у *C. crinita* она имеет небольшую кривизну), что облегчает расчет поверхности слоевищ.

Площадь поверхности популяций морских макрофитов чрезвычайно изменчива (Хайлов, Парчевский, 1983) в зависимости от экологических условий, определяющих структуру данной популяции. Алгоритмы для ее вычисления в известных нам публикациях не встречались, но отдельные значения индекса поверхности имеются. Мы рассчитали площадь поверхности растений *S. miyabei* на площадке 25×25 см, взятой в одном из биотопов бухты Теликовского. Площадка находилась в воде небольшой подвижности и была заселена растениями со средней (сухой) массой 1.7 г при численности около 2000 экз./м^2. Общая площадь поверхности *S. miyabey* составляет 56 м^2 на 1 м^2 поверхности дна. Это примерно в 5 раз больше среднего индекса поверхности у *Fucus visiculesus* из Баренцева моря (Khailov et al., 1978), приблизительно равно среднему индексу поверхности *Cystoseira crinita* из Черного моря и в 4—5 раз ниже аналогичного индекса для популяции *Laminaria japonica* в бухте Теликовского в месте нашей работы с *S. miyabei* (Хайлов, Парчевский, 1983).

ЛИТЕРАТУРА

Злобин Ю. А. Об уровнях жизнеспособности растений. — Журн. общ. биол., 1981, т. 42, № 4, с. 492—505. — *Корелякова И. Л.* Растительность Кременчугского водохранилища. Киев: Наук. думка, 1977. 230 с. — *Мокроносов А. Т.* Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 195 с. — *Нильсон Т., Росс Ю.* Пропускание солнечной радиации растительным покровом. Тарту: АН ЭССР, 1977. 183 с. — *Ничипорович А. А.* Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. 203 с. — *Основы* биологической продуктивности Черного моря. Киев: Наук. думка, 1979. 391 с. — *Перестенко Л. П.* Водоросли залива Петра Великого. Л.: Наука, 1980. 232 с. — *Петров Ю. Е.* Род *Sargassum* C. Ag. в дальневосточных морях СССР. — В кн.: Нов. сист. низш. раст. М.: Наука, 1968, с. 47—58. — *Приймаченко А. Д.* Фитопланктон и первичная продукция Днепра и Днестровских водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1981. 178 с. — *Расулов Б. Х., Асроров К. А.* Зависимость интенсивности фотосинтеза различных видов хлопчатника от удельной поверхностной плотности листа. — В кн.: Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982, с. 52—57. — *Росс Ю.* Оценка некоторых факторов продуктивности растительного покрова на основании данных математического моделирования. — В кн.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М.: Наука, 1972, с. 81—96. — *Финенко З. З.* Продукция фитопланктона. — В кн.: Основы биологической продуктивности Черного моря. Киев: Наук. думка, 1979, с. 88—99. — *Фирсов Ю. К.* Поэтапное определение площади поверхности слоевищ макрофитов. — В кн.: III Всесоюзное совещание по морской альгологии — макрофитобентосу. Киев: Наук. думка, 1979, с. 147—149. — *Хайлов К. М., Парчевский А. П.* Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. Киев: Наук. думка, 1983. 253 с. — *Firsov Yu. K., Khailov K. M.* Morphophysiological analysis of the hierarchical structure of *Cystoseira barbata.* — Bot. Marina, 1979, vol. 22, N 3, p. 333—345. — *King R. J., Shramm W.* Determination of photosynthetic rates for the marine algae *Fucus vesiculosus* and *Laminaria digitata.* — Marine Biol., 1976, vol. 37, N 4, p. 209—213. — *Khailov K. M., Kholodov V. J., Firsov Yu. K., Prazukin A. V.* Thalli of *Fucus vesiculosus* in ontogenesis: changes in morphophysiological parameters. — Bot. Marina, 1978, vol. 21, N 2, p. 289—311. — *Lüning K.* Growth strategies of three *Laminaria* species (*Phaeophyceae*) inhabiting different depth zones in the sublittoral region of Helgoland (North Sea.) — Marine Ecol., 1980, vol. 1, N 1, p. 195—207.

Институт биологии южных морей АН УССР,
Севастополь.

Поступило 27 XII 1982.

УДК 581.526 (571.61)

Бот. журн., т. 70, № 2

В. Б. Куваев, Н. Н. Стецура

ГОРНЫЕ МОХОВЫЕ ЛИСТВЕННИЧНИКИ В ЗЕЙСКОМ ГОСУДАРСТВЕННОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (ХРЕБЕТ ТУКУРИНГРА)

KUVAYEV V. B., STETSURA N. N. MOUNTAINOUS MOSSY LARCH FORESTS IN THE ZEISK STATE RESERVE (TUKURINGRA MOUNTAIN RANGE)

Моховые лиственничники (МЛ) из лиственницы даурской *Larix gmelinii* на склонах хр. Тукурингра в пределах Зейского государственного заповедника занимают значительные площади и имеют большое склонозащитное значение. Изучение их типологии и динамики представляет интерес, поскольку они оказались в зоне влияния водохранилища Зейской ГЭС. По положению в рельефе выделяются нижнегорные и верхнегорные МЛ. Нижнегорные МЛ образуют ряд по возрастанию увлажнения и осложнению дренажа, включающий 7 ассоциаций: одну — с господством гилокомия блестящего, три — гипновых (гилокомий+плевроций Шребера), две — сфагново-плевроциевых, одну — с господством сфагнов. В связи с выявлением направления развития МЛ и их отношений с другими сообществами интересно и рассмотрение верхнегорных лиственничников.

Намечаемая интенсификация природопользования в зоне центрального БАМа способствует развертыванию исследования растительных ресурсов района, особенно лесной растительности гор, имеющей большое водоохранное и почвозащитное значение.

Особый интерес в этом отношении представляют моховые лиственничники (МЛ) восточной части хр. Тукурингра. Необходимость тщательного изучения этих лесов, преобладающих на северных склонах хребта, обусловлена и тем, что они растут в зоне влияния водохранилища Зейской ГЭС — первенца дальневосточного гидростроения. Познание закономерностей распространения насаждений, их структуры, видового состава, а также современной динамики безотносительно к влиянию водохранилища позволит в будущем решить главную задачу Зейского государственного заповедника — изучить влияние водохранилища на состояние и развитие растительности. Полученные выводы частично могут быть использованы в практике гидростроительства в других районах.

Зейский заповедник расположен в восточной части хр. Тукурингра, который протянулся в субширотном направлении от хр. Янкан на западе до хр. Джагды на востоке. С севера его ограничивают низкогорная депрессия и Верхнезейская равнина, с юга — Амурско-Зейское плато. Высота гор достигает 1400—1500 м.[1] Хребет сложен гнейсами, белыми гранитами и другими породами палеозойского и мезозойского возрастов и более древними образованиями (Никольская, 1969).

В рельефе хребта хорошо выделяются две ступени: от 500 до 900—1000 и от 1000 до 1500 м. Крутизна склонов северной экспозиции 35—40, южной — 25—30°. Нижняя ступень гор представляет собой изолированные массивы, связанные пологими седловинами. Водоразделы неотчетливы, что обусловлено слабым расчленением местности. Истоки многих рек и ключей сближены до перехватов. Верхняя ступень характеризуется как горы среднесибирского типа (Эдельштейн, 1947; Готванский, 1968).

Почвы горных склонов относятся к Амурской муссонной фации, с преобладанием буротаежных иллювиально-гумусовых и болотных разностей, получивших распространение под темнохвойными и светлохвойными лесами (Ливеровский, 1969).

Изучаемая территория входит в Зейско-Амурский климатический район Тихоокеанской области умеренной зоны (Витвицкий, 1969). Климат континентальный с чертами муссонного, что обусловлено взаимодействием воздушных масс, формирующихся над азиатским материком и Тихим океаном. Определенную роль играет и многолетняя мерзлота с островами талого грунта, толщина которой колеблется от 6 до 100 м (подробнее см.: Куваев, Стецура, 1983).

Для растительности хр. Тукурингра характерна четырехчленная поясность, приближающаяся к океанической поясности гор южной части Дальнего Востока (Сочава, 1957; Грибова, 1969). Описываемые нами лиственничники восточной части хр. Тукурингра получили распространение в нижних поясах — в поясе светлохвойной и поясе темнохвойной тайги. Они образованы лиственницей даурской *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. Их широкое распространение объясняется хорошей приспособленностью лиственницы к произрастанию на маломощных, холодных каменистых почвах горных склонов и стойкостью ее к пожарам. Это позволило ей, особенно в последнее столетие, захватывать все большие площади за счет менее пожароустойчивой темнохвойной тайги. По мнению ряда ученых (Кузенева, 1914; Колесников, 1938; Орлов, 1955, и др.), все горные лиственничники являются производными ельников. Позже из их состава были исключены рододендроновые и багульниковые лиственничники — коренные насаждения в определенных экотопах (Сочава, 1957; Грибова, 1969).

Лиственничники изучены недостаточно, и в первую очередь это касается МЛ. Бегло были описаны верхнегорные зеленомошные лиственничники (Горовой и др., 1974; Голышева, 1978), причем указывалось на их сравнительно нешироког распространение. Позже были кратко охарактеризованы 3 ассоциации склоновых зеленомошных лиственничников без указания на их роль и место в сложении лесов района («Флора и растительность. . .», 1981).

В отличие от западной части хр. Тукурингра, где подобных насаждений нет (Грибова, 1969), в восточной части хребта МЛ — характернейший ландшафтный элемент северных склонов. Это подтверждают и материалы лесоустройства

---

[1] Здесь и далее высоты приводятся над уровнем моря.

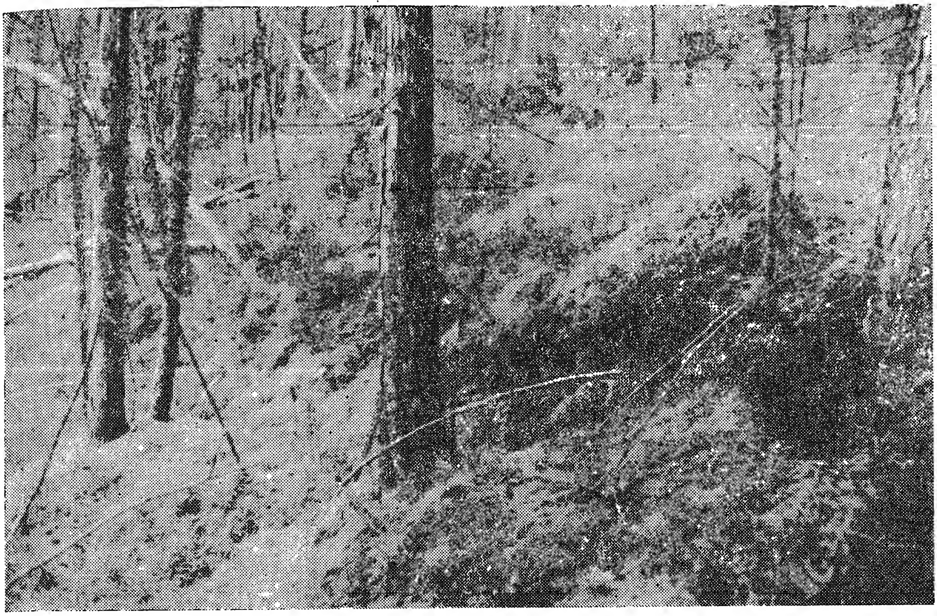


Рис. 1. Склоновый заболоченный лиственничник. (Фот. Н. Н. Стецуры).

1980 г., по которым МЛ занимают 15.3 тыс. га, или 19 % лесопокрытой площади заповедника.

На территориях, длительное время не подвергавшихся пожарам, лиственница, обладая малой конкурентной способностью по отношению к ели, вытесняется ею (Сочава, 1957). В этом случае коренные насаждения могут восстановиться в течение жизни одного поколения коренной господствующей породы. МЛ заповедника в отличие от подобных насаждений окружающих районов — наглядный пример четкого проявления восстановительных тенденций.

С другой стороны, МЛ и сами страдают от интенсивных пожаров, уничтожающих не только мхи, но и торфянистую почву. В этом случае развиваются осыпи, которые длительное время не зарастают, так как грубообломочный материал без щебня и мелкозема не может обеспечить питательными веществами древесно-кустарниковую растительность. Лишь после освоения осыпей мхами и образования хотя бы тонкого почвенного слоя здесь поселяются другие растения. Поверхность под этими лиственничниками обычно бугристая, много валежа со следами пожаров, обычны обнажения камней и коренных пород.

С учетом положения в рельефе, состояния возобновления, флористического состава подчиненных ярусов и степени проявления динамических процессов МЛ заповедника мы делим на нижнегорные (300—700 м) и верхнегорные (700—1100 м). В пределах нижнего пояса гор определенную роль в ландшафте играют МЛ, развившиеся на месте коренных багульниковых лиственничников (450—500 м), по своему характеру приближающихся к среднетаежным. В верхнем поясе на плоских вершинах водоразделов встречаются МЛ с *Pinus sylvestris*, которые имеют коренной характер.

В данном сообщении рассматриваются нижнегорные лиственничники, которые делятся на склоновые лиственничники (в большинстве случаев производные) и на лиственничники вершин и водоразделов, с одной стороны, и межгорных понижений — с другой (те и другие, как правило, коренные). Первые обычны на склонах северных экспозиций крутизной 20—45° (рис. 1); встречаются от подножий склонов до водоразделов. Подзолистая гумусово-иллювиальная почва, на которой они развиты, имеет небольшую мощность.

Общие черты растительности нижнегорных моховых лиственничников следующие. Состав древостоя 10Лд, 7Лд3Бп (лиственница даурская, береза плосколистная *Betula platyphylla*[2]), средняя высота — 14—16 м, средний диаметр — 12—16 см, сумма площадей поперечного сечения (СППС) — 15—30 м^2, сомкнутость крон древостоя — 0.5—0.7. Иногда в верхний подъярус древостоя входят сосна, *Picea ajanensis*, *Populus davidiana*, в нижний — *Sorbus amurensis*, *S. sibirica*. Низкобонитетность обусловлена, видимо, молодостью насаждений, так как внешних признаков угнетения породы не проявляют, на что указывает небольшое обилие эпифитов и другие признаки. Небольшими пятнами на стволах встречаются лишь *Parmelia olivacea*, *P. sulcata*, *Lobaria pulmonaria*.

Отмечены следующие ассоциации.

1. Центральная ассоциация группы — Larix gmelinii—Vaccinium vitis-idaea—Hylocomium splendens. Сопутствующий ярус кустарников в этих насаждениях обычно выражен слабо — его сомкнутость не выше 0.1—0.2. Верхний подъярус образуют эвритопы — *Pinus pumila*, *Duschekia fruticosa* (sp. — cop.$_1$), нижний — *Rhododendron dauricum*, *Spiraea media*, *Rosa acicularis*, *Sorbaria sorbifolia*, *Rubus sachalinensis*, *Ribes triste*, *Swida alba* (sp.—cop.$_1$).

Верхний подъярус травяно-кустарничкового яруса образован эвритопами, боровыми и пирогенными видами. Общее покрытие не выше 10 %. В небольшом обилии встречаются *Ledum palustre*, *L. hypoleucum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*, иногда *Actaea erythrocarpa*, *Adenophora sublata*, *Iris uniflora* (sol.).

Общее покрытие нижнего подъяруса 40—80 %. Доминант кустарничковой синузии — *Vaccinium vitis-idaea* — равномерно распределен, обилен (cop.$_3$—soc.). В составе подъяруса обычны *Lycopodium annotinum*, *L. complanatum*, *Carex globularis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *G. robertianum*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Pyrola incarnata*, *Linnaea borealis*, *Oxalis acetosella*, *Viola epipsiloides* (sol.—sp.—cop.$_1$). К обнажениям камней и пятнам мелкозема тяготеют *Saxifraga aestivalis* (sol.), *Dryopteris fragrans*, *Polypodium virginianum* (cop.$_1$).

Моховый покров обычно несплошной (60—90 %), в основном образован *Hylocomium splendens* с заметной примесью *Pleurozium schreberi*, что говорит о довольно благоприятном гидротермическом режиме почвы. Небольшими пятнами встречаются *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum fuscescens*, *Polytrichum alpestre*, *D. acutifolium*, иногда *D. polysetum*, *D. scoparium*, *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Sphagnum girgensohnii*. В небольшом обилии на почве, камнях и валеже обычны *Lobaria pulmonaria*, *Peltigera scabrosa*, *P. aphthosa*, *Cetraria glauca*, *Cladonia pleurota* (конкретное описание здесь и далее см. табл. 1).

2. Larix gmelinii—Vaccinium vitis-idaea—Hylocomium splendens+Pleurozium schreberi. Конкретным примером может служить растительность пробной площади, заложенной в хр. Тукурингра на водоразделе рек Большая Эракингра и Гулик. Склон северной экспозиции 40 °С, высота 650 м, поверхность среднебугристая, есть крупный валеж со следами пожара, обнажения камней — 5 % от общей площади.

Древостой 7Лд3Бп, средняя высота —14—16 м, средний диаметр — Лд — 12—25 см, СППС — 24 м^2, сомкнутость крон древостоя — 0.7.

Состав подроста 8Лд2Еа (ель аянская)+Бп, количество — 5.4 тыс. штук на 1 га. У лиственницы резко преобладает подрост выше 1.5 м (3.1 тыс. из 3.8 тыс. штук на 1 га), у ели равномерно разновозрастный подрост с небольшим преобладанием низких групп возраста.

Подлесок не выражен. Рассеянно встречаются пирогенный вид *Sorbaria sorbifolia*, боровые в здешних условиях виды — *Duschekia fruticosa* (sol.), также *Swida alba* и *Rhododendron dauricum*. Верхний подъярус травяно-кустарничкового яруса образуют *Ledum palustre* и *L. hypoleucum* (sp.—cop.$_1$) и пирогенный вид *Calamagrostis langsdorffii* (sol.). Нижний подъярус хорошо выражен. Доминирует равномерно распределенная *Vaccinium vitis-idaea* (cop.$_3$), заметна *Carex globularis* (cop.$_1$), единичны *Dryopteris robertiana*, *Saxifraga aestivalis*, *Rubus arcticus*, *R. humilifolius*, *Linnaea borealis*.

Зеленые мхи покрывают 85 % поверхности почвы. Преобладают *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*, покрывающие и валеж. В небольшом обилии встречаются *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum fuscescens*, *Polytrichum alpestre* и др

---

[2] Виды сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1981); мхов и лишайников — по А. В. Домбровской, Р. И. Шлякову (1967) и Л. В. Бардунову (1969).

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав нижних ярусов в нижнегорных моховых лиственничниках хр. Тукурингра

Вид	№ ассоциаций						
	1	2	3	4	5	6	7
	№ пробной площади						
	800	798	741	781	743	925	740
Кустарниковый ярус							
Betula divaricata	—	—	—	cop.$_2$	—	cop.$_3$	—
Duschekia fruticosa	—	cop.$_1$	sol.	sol.	sol.	cop.$_2$	sp.
Lonicera edulis	—	—	—	sol.	—	—	—
Ribes triste	sol.	sol.	—	—	—	—	—
Rhododendron dauricum	sol.	cop.$_2$	sp.				
Rosa acicularis	sol.	sol.	—	—	—	—	—
Rubus sachalinensis	—	sol.	—	sol.	—	—	—
Salix caprea	—	—	—	sol.	—	sol.	—
S. myrtilloides	—	—	—	sol.	—	sol.	—
Sorbaria sorbifolia	—	—	sp.	—	—	—	—
Spiraea flexuosa	—	—	sol.	—	—	—	—
S. media	—	cop.$_2$	—	—	sol.	sol.	—
Swida alba	—	—	sol.	—	—	—	—
Травяно-кустарничковый ярус Верхний подъярус							
Adenophora sublata	sp.	sp.	—	—	—	—	—
Angelica maximowiczii	sp.	—	—	—	—	—	—
Artemisia integrifolia	—	—	—	sol.	—	—	—
Atragene ochotensis	sol.	sp.	—	—	—	—	—
Calamagrostis langsdorffii	sp.	sp.	sp.	sp.	sp.	—	sol.
Chamerion angustifolium	—	sol.	—	sol.	—	sol.	—
Carex sordida	—	—	—	—	—	—	sol.
Ledum hypoleucum	—	—	cop.$_3$	sp.	cop.$_1$	cop.$_1$	sp.
L. palustre	—	—	sp.	cop.$_3$	sp.	cop.$_3$	cop.$_2$
Saussurea dubia	—	—	—	—	sol.	sp.	—
Solidago decurrens	—	—	—	sol.	—	—	—
Thalictrum contortum	—	sol.	—	—	—	—	—
Vaccinium uliginosum	—	—	—	cop.$_1$	—	cop.$_2$	—
Нижний подъярус							
Carex globularis	—	—	cop.$_1$	cop.$_1$	—	cop.$_1$	sp.
Dryopteris fragrans	—	cop.$_1$	—	—	—	—	—
Galium boreale	sol.	—	—	—	—	—	—
Gymnocarpium dryopteris	—	—	sp.	—	—	—	—
G. robertianum	cop.$_1$	sol.	—	—	cop.$_1$	—	—
Iris uniflora	—	sol.	—	—	—	—	—
Linnaea borealis	cop.$_1$	—	sol.	sp.	sp.	—	—
Maianthemum bifolium	—	sp.	—	—	—	—	—
Oxalis acetosella	sp.	—	—	—	—	—	—
Pedicularis labradorica	—	—	—	—	—	sol.	—
Polypodium virginianum	—	cop.$_1$	—	—	—	—	—
Pyrola incarnata	sp.	sol.	—	—	—	—	—
Rubus arcticus	—	—	sp.	—	—	—	—
R. humilifolius	—	—	sp.	—	—	—	—
Saxifraga aestivalis	—	—	sol.	—	—	—	—
Trientalis europaea	sp.	—	—	sol.	sp.	sol.	—
Vaccinium vitis-idaea	sp.	cop.$_3$	cop.$_3$	cop.$_3$	cop.$_3$	cop.$_2$	cop.$_3$
Viola epipsiloides	sol.	sol.	—	—	—	—	—
Напочвенный ярус							
Abietinella abietina	—	cop.$_1$	—	—	—	—	—
Aulacomnium palustre	—	—	—	sp.	—	cop.$_2$	—
Bartramia pomiformis	sol.	—	sp.	—	—	—	—
Clastrobryella kusatsuensis	—	—	—	sol.	—	sol.	—
Dicranum acutifolium	—	sp.	cop.$_1$	—	—	cop.$_1$	—
D. affine	—	—	—	—	—	cop.$_1$	—

Вид	№ ассоциаций						
	1	2	3	4	5	6	7
	№ пробной площади						
	800	798	741	781	743	925	740
Dicranum congestum	—	sp.	sp.	sp.	cop.$_1$	—	—
D. fragilifolium	—	—	—	—	—	—	sp.
D. fuscescens	sp.	—	—	—	—	—	—
D. scoparium	cop.$_1$	—	—	—	—	—	—
Drepanocladus uncinatus	—	—	sp.	—	—	sp.	—
Hedwigia ciliata	—	sp.	—	—	—	cop.$_1$	—
Helodium blandowii	—	—	—	—	—	cop.$_1$	—
Heterophyllum haldanianum	sol.	—	—	—	—	—	—
Hylocomium splendens	cop.$_3$	cop.$_3$	cop.$_3$	cop.$_2$	cop.$_1$	—	cop.$_1$
Hypnum cupressiforme	—	sp.	—	—	—	—	—
Mnium cuspidatum	—	—	cop.$_1$	—	—	—	—
M. orthorrhynchum	sp.	—	—	—	—	—	—
Neckera pennata	—	sol.	—	—	—	—	—
Orthodicranum montanum	sp.	sp.	—	—	—	—	—
Plagiothecium denticulatum	sp.	—	—	—	—	—	sp.
P. laetum	sol.	—	—	—	—	—	—
P. latebricola	—	—	—	—	—	—	sp.
Platygyrium repens	—	sp.	—	—	—	—	—
Pleurozium schreberi	sol.	cop.$_3$	cop.$_3$	cop.$_3$	cop.$_2$	cop.$_3$	cop.$_1$
Pohlia cruda	sp.	—	—	—	—	—	—
P. elongata	sp.	—	—	—	—	—	—
Polytrichum alpestre	—	—	—	—	—	sp.	—
P. commune	—	—	sp.	sp.	—	cop.$_1$	—
P. juniperinum	sp.	—	—	—	—	sol.	—
Ptilidium ciliare	—	sp.	—	—	—	—	—
Ptilium crista-castrensis	cop.$_1$	sp.	cop.$_1$	cop.$_1$	cop.$_1$	cop.$_1$	cop.$_1$
Pylaisia polyantha	sol.	—	—	—	—	—	—
Rhytidium rugosum	—	cop.$_1$	—	—	—	—	—
Rhytidiadelphus triquetrus	sol.	—	—	—	—	—	—
Sphagnum angustifolium	—	—	—	—	—	—	sol.
S. centrale	—	—	—	—	—	sp.	—
S. fallax	—	—	—	—	—	cop.$_1$	—
S. fuscum	—	—	—	—	—	sp.	—
S. girgensohnii	sp.	—	sp.	—	cop.$_2$	cop.$_2$	soc.
S. magellanicum	—	—	—	—	—	sp.	—
Thuidium philibertii	sol.	—	—	—	sp.	—	—

Как обычно для этих ассоциаций, подлесок и верхний подъярус травосто образованы эвритопами, боровыми и пирогенными видами, принимающим незначительное участие в сложении сообществ; нижний подъярус травяно кустарничкового яруса и моховой покров — преимущественно компонентами свойственными еловым лесам.

В зоне влияния долин рек и водохранилища развиваются гипновые бру ничные лиственничники, в которых разрастаются *Rhododendron dauricu* *Spiraea media*, что в общем мало характерно для северных склонов; причин кроется в смягчении мезоклимата вблизи водных систем. Даже незначительно его смягчение в условиях северной части Амурской обл. дает заметный результа

Видовой состав подчиненных ярусов и состояние возобновления указываю что данные лиственничники, как и предыдущая ассоциация, произошли от ел ников.

В среднем по группе ассоциаций производных зеленомошных лиственничн ков отмечено незначительное преобладание подроста лиственницы (табл. 2 заметен подрост березы, но как первая, так и вторая породы регрессивн у лиственницы практически отсутствует низкий подрост, у березы — семенно В то же время у ели преобладает низкий подрост, обусловливающий начало е активного внедрения в фитоценозы; характерно наличие подроста обычны спутников ели аянской — *Sorbus amurensis* и *S. sibirica*.

ТАБЛИЦА 2

Возобновление древесных пород в нижнегорных производных зеленомошных лиственничниках (в среднем по группе ассоциаций, тыс. шт. на 1 га)

Вид	Группы высот, м				Всего
	до 0.5	до 1	до 1.5	выше 1.5	
Picea ajanensis	0.3	0.1	0.1	0.1	0.6
Larix gmelinii	Единично		0.1	0.6	0.7
Betula platyphylla	0.2	0.1	Единично	0.2	0.5
Sorbus amurensis	0.1	Единично		0.1	0.2
S. sibirica	0.1	»		Единично	0.1

3. Larix gmelinii — Ledum palustre — Vaccinium vitis-idaea — Pleurozium schreberi+Hylocomium splendens. Пробная площадь № 655 (12 VIII 1979). Хр. Тукурингра. Слабовыпуклая вершина водораздела р. Верхний Утенах—ключ Ветвистый. Высота 600 м. Поверхность среднебугристая из-за подстилающей материнской породы и ее обнаженных выходов, а также замшелого валежа. Обычен тонкий валеж березы. Следы пожара на комлях и валеже. На свободной от мха поверхности хорошо выражена фрагментарная подстилка толщиной до 8 см, состоящая из листьев, хвои и мелких веточек.

Древостой 6Лд4Бп+Еа+Со (сосна)+Ос (осина), средняя высота 6 (Еа) — 16 м, средний диаметр — 5 (Еа)—14 (Бп, Лд и Со)—20 (Ос) см, СППС — 24.8 м^2, сомкнутость крон древостоя — 0.6.

Состав подроста 5Еа2Лд2Бп1Со, количество — 0.8 тыс. шт. на 1 га. У подроста ели отсутствуют средние группы возраста, у лиственницы и сосны имеется только низкий подрост. Низкий подрост березы порослевой. Подроста осины нет. Возобновление неудовлетворительное; причина прежде всего в сравнительно недавнем пожаре, следы которого хорошо сохранились.

Сомкнутость подлеска 0.1. Верхний подъярус образуют *Duschekia fruticosa* (cop.$_2$), единичный *Pinus pumila*. В нижнем подъярусе — *Rhododendron dauricum* (sp.—cop.$_1$), *Salix bebbiana* (un.).

В верхнем подъярусе травяно-кустарничкового яруса эвритопы *Ledum palustre* и *L. palustre* subsp. *angustissimum* Worosch. (cop.$_3$), боровые *Atragene ochotensis*, *Saussurea dubia*, пирогенные *Calamagrostis langsdorffii*, *Chamerion angustifolium* (sol.-sp.). Нижний подъярус с общим проективным покрытием 80 % образован *Vaccinium vitis-idaea* (soc.), *Lycopodium complanatum* (cop.$_3$), *L. annotinum*, *Linnaea borealis* (cop.$_1$—cop.$_2$), *Trientalis europaea* (sol.—sp.).

Зеленые мхи покрывают 50 % поверхности. В основном это *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, встречающиеся как на валеже, так и на почве.

4. Larix gmelinii+Pinus sylvestris — Betula divaricata — Ledum palustre+ +L. hypoleucum — Vaccinium vitis-idaea — Hylocomium splendens+Pleurozium schreberi — обычный компонент растительности вершин и водоразделов в северной части заповедника. Считается, что сосна избегает районов, климат которых находится под влиянием океана, вытесняясь на горных склонах лиственницей (Колесников, 1945). В нижнем поясе гор центральной части хр. Тукурингра из-за ослабления влияния морского климата лиственнично-сосновые леса довольно обычны, являясь элементом восточно-сибирского таежного комплекса (Грибова, 1969). По мере продвижения на восток доля участия сосны в этих насаждениях падает, и в заповеднике сосна встречается лишь в качестве сопутствующей породы. Характерно, что здесь она предпочитает определенные экотопы в верхнем поясе гор, что, видимо, связано с понижением влажности и возрастанием жесткости погоды по мере увеличения абсолютной высоты.

В общем единичный подрост сосны обычен как на водоразделах, так и в долинах, где она выбирает хорошо дренированные гривы среди низких террас; несмотря на сильную нарушенность насаждений с ее участием, позиции ее как сопутствующей породы вполне стабильны. Находясь на стыке зеленомошных насаждений северных склонов и приближающихся к среднетаежным лесов южных склонов, лиственничники с сосной образуют буферные сообщества, в которых характерные для первых насаждений элементы под пологом древостоя подчиняются эдификаторам вторых.

Состав древостоя 8Лд2Со, 10Лд+Со, средняя высота — 15—18 м, средний диаметр — 14—16 см, СППС — 12—20 м^2. В подросте (до 3.4 тыс. штук на 1 га) преобладает лиственница, заметен подрост березы, реже встречается подрост сосны, ели, осины.

Хорошо выражен кустарниковый ярус, где доминирует *Betula divaricata*, в небольшом обилии обычны *Pinus pumila*, *Juniperus sibirica*, *Salix bebbiana*, *Rosa acicularis*.

В травяно-кустарничковом ярусе — *Ledum palustre*, *L. hypoleucum*, *Vaccinium vitis-idaea* (cop.$_3$), *Carex globularis* (cop.$_1$—cop.$_2$). В моховом покрове наиболее обильны *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* (cop.$_3$), *Abietinella abietina*, *Hedwigia ciliata* (cop.$_{1-2}$), *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum alpestre*, *Sphagnum girgensohnii* (cop.$_1$) и др.

Небольшие площади на пологих склонах и прилегающих межгорных понижениях занимает сообщество 5. Larix gmelinii (+Pinus sylvestris) — Duschekia fruticosa — Ledum sp. sp.+Carices — Pleurozium schreberi (+Sphagna), сменяющее в результате пожаров багульниковые лиственничники, что в условиях периодического воздействия пожаров закономерно (Ильинская, Брысова, 1965).

Древостой лиственничников 8Лд2Со, 10Лд+Со, 10Лд, средняя высота — 22—26 м, средний диаметр — 20—25 см, СППС — 6—25 м^2, сомкнутость крон древостоя — 0.1—0.5 (рис. 2).

В подросте преобладает береза высоких групп возраста; низкого подроста у нее практически нет. В этих насаждениях имеется только низкий подрост лиственницы (1.1—7.8 тыс. штук на 1 га); ясно видна тенденция к повышению сомкнутости крон древостоя, прежде всего за счет березы, с временным захватом ею в ряде случаев господствующего положения. Подроста ели нет вовсе, что наряду с отсутствием в подчиненных ярусах ряда типичных темнохвойно-таежных видов сближает эти насаждения с коренными лиственничниками среднетаежными.

В подлеске доминируют *Duschekia fruticosa* и *Betula divaricata* (cop.$_{1-2}$), изредка встречаются *Salix bebbiana*, *S. caprea*, *S. myrtilloides*, *Rubus sachalinensis*. В травяно-кустарничковом ярусе — *Ledum palustre*, *L. hypoleucum* (cop.$_3$), *Vaccinium uliginosum* (cop.$_1$), *Calamagrostis langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*, *Saussurea dubia*; нижний подъярус образуют *Vaccinium vitis-idaea* (cop.$_3$), единичны *Rubus arcticus*, *Pedicularis labradorica*, *Carex globularis* и др.

Напочвенный покров в этих лиственничниках чаще несплошной. Обычно господствуют *Pleurozium schreberi* с примесью *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, приуроченные к повышенным местам. К понижениям тяготеют *Ptilium crista-castrensis*, *Aulacomnium palustre*, *Helodium blandowii*, *Sphagnum angustifolium*, *S. fuscum*, *S. magellanicum*. Разбросанно встречаются *Peltigera aphthosa*, *Cetraria glauca*, *Icmadophila ericetorum*.

При дальнейшем ухудшении гидротермического режима почвы зеленые мхи вытесняются и господство переходит к сфагнам с примесью аулакомния; отдельными пятнами на более повышенных местах встречаются *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, обычны *Lobaria pulmonaria*, *Cladonia cornuta*, *C. gracilis*. Здесь закономерен процесс заболачивания. Существенное влияние на состав подчиненных ярусов он не оказывает, флора и так крайне обеднена. Во всех ярусах доминируют виды, разрастанию которых способствуют пожары. Это прежде всего *Duschekia fruticosa*, *Betula divaricata*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Carex globularis*, *C. vanheurckii*.

Лиственнично-сосновые насаждения в охарактеризованных экотопах значительно пострадали от пожаров и рубок, что привело к изреживанию древостоя, сопровождаемому ухудшением гидротермического режима почвы и внедрением в нижние ярусы требовательных к влаге растений.

6. Larix gmelinii+Pinus sylvestris — Duschekia fruticosa — Ledum sp. sp. — Vaccinium uliginosum — Pleurozium schreberi+Sphagna. Пробная площадь № 602 (29 VII 1979). Хр. Тукурингра, межгорное понижение у 21-го км Золотогорской автодороги. Высота 450 м. Поверхность среднебугри-

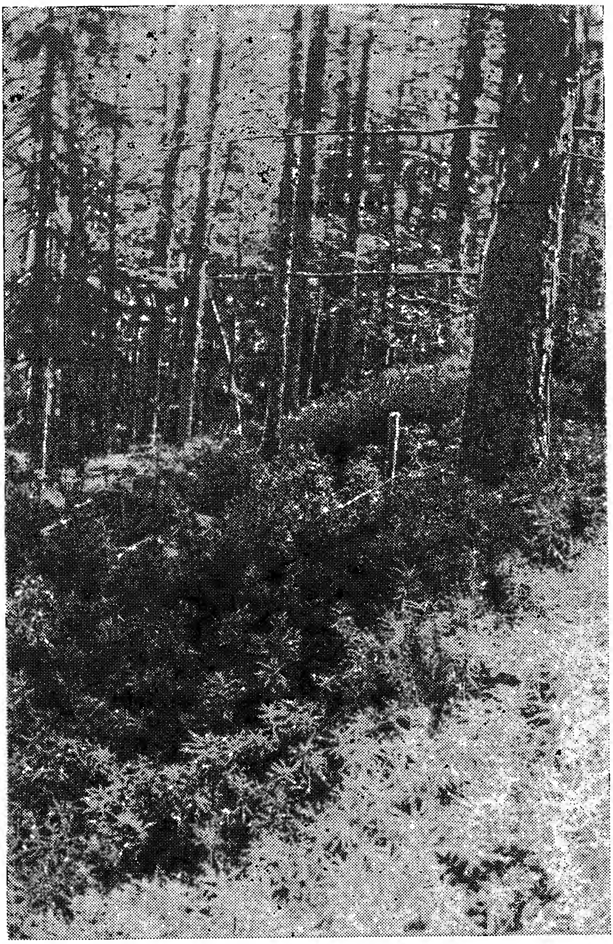


Рис. 2. Сфагново-плевроциевый лиственничник. (Фот. Н. Н. Стецуры).

стая. Подстилка фрагментарная, плотная, состоит из хвои, мелких веточек, листьев. Есть пни-спилы.

Состав древостоя 8Лд2Со, средняя высота — 23—26 м, средний диаметр — 27—32 см, СППС — 9.6 м^2, сомкнутость крон древостоя — 0.1. Деревья нормально оветвлены, стволы почти лишены эпифитов, изредка встречается *Parmelia olivacea*. На комлях хорошо заметны следы пожара.

Состав подроста 5Лд4Бп1Со, количество — 9.8 тыс. штук на 1 га. У лиственницы и березы подрост разновозрастный, с резким преобладанием у лиственницы низких групп возраста, у березы — высоких; низкий подрост березы имеет порослевое происхождение. У сосны только низкий подрост. В дальнейшем следует ожидать значительного повышения сомкнутости крон древостоя, сначала за счет березы, затем — коренных пород с восстановлением обычного соотношения лиственницы и сосны.

Низкая сомкнутость крон древостоя привела к понижению эдификаторной роли ценозообразователей, что обусловило мозаичность растительности нижних ярусов, образование деструктивного покрова из болотных растений, приуроченного к микропонижениям. Его составляют *Salix myrtilloides*, *Vaccinium uliginosum*, *Carex globularis*, сфагны, пронизанные *Aulacomnium palustre* и растущие в окружении *Ptilium crista-castrensis*, *Helodium blandowii*, *Polytrichum juniperinum*.

Верхний подъярус подлеска образован *Duschekia fruticosa*, *Betula divaricata* (cop.$_3$), в нижнем подъярусе — *Salix myrtilloides*, *S. bebbiana* (sol.). В верхнем подъярусе травяно-кустарничкового яруса — *Vaccinium uliginosum* (cop.$_3$), *Ledum palustre* subsp. *angustissimum* (cop.$_{2-3}$), приуроченные к более освещенным местам, *L. palustre* (sp.—cop.$_1$), *L. hypoleucum*, *Saussurea dubia*, *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Artemisia integrifolia*, *Angelica maximowiczii* (sol.—sp.), в нижнем — *Vaccinium vitis-idaea* (cop.$_3$), на микроповышениях встречены *Carex vanheurckii*, *Rubus arcticus*, *Trientalis europaea*, *Pedicularis labradorica* (sol.—sp.).

Зеленые мхи покрывают 55 % поверхности, сфагны — 10. Доминирует *Pleurozium schreberi*. Небольшими пятнами встречаются указанные выше лишайники, чаще кустистые, приуроченные к более повышенным местам, а на влажных участках обычна *Lobaria pulmonaria*, растущая на замшелых каменистых субстратах, что для этого вида, в основном эпифитного, весьма характерно (Домбровская, Шляков, 1967; «Флора и растительность. . .», 1981).

В более благоприятных условиях, в частности в зоне влияния водных систем, развиваются сфагново-плевроциевые лиственничники, резко отличающиеся по составу подчиненных ярусов от описанного.

Если заболачивание коренных лиственничников происходит главным образом из-за воздействия антропогенных и пирогенных факторов, то на крутых горных склонах возникает естественным путем ассоциация 7. Larix gmelinii — Ledum palustre+L. hypoleucum — Sphagna (табл. 1) — от заболоченных аянских ельников. Косвенное указание на наличие таких ельников в исследуемом нами районе, не принимая во внимание наших данных (Куваев, Стецура, 1983), есть в работе О. И. Кузеневой (1914), обратившей внимание на мощное развитие сфагнов в аянских ельниках. Последнее обстоятельство отмечалось и одним из авторов данной статьи (Куваев, 1964).

Сфагновые лиственничники встречаются редко, узкими полосами протягиваясь вдоль склонов. Такие насаждения мало характерны для горных склонов на Дальнем Востоке, описываются нечасто: впервые — для Амгунь-Буреинского междуречья (Орлов, 1955), затем для Охотского района (Розенберг, 1959), для бассейна р. Уды (Доронина, 1973). По структуре и видовому составу они довольно близки к описанным ранее.

Ассоциация приурочена к склонам крутизной 20—40°, где избыток влаги создается за счет медленного таяния многолетней мерзлоты, которая во многих случаях даже в конце лета залегает не глубже 25 см от поверхности. Подобное явление наблюдала и Ю. А. Доронина (1973) в бассейне р. Уды. Лишь на переходе к полутеневым склонам мерзлота летом уходит глубже.

Древостой лиственницы угнетен. Состояние возобновления близко к таковому в нижнегорных зеленомошных лиственничниках. Лиственница и ель имеют примерно одинаковое количество подроста, но у лиственницы резко преобладают высокие группы возраста, у ели равномерно представлены все группы.

Кустарниковый ярус в этих насаждениях почти не выражен. Единичны *Sambucus sibirica*, *Betula divaricata*, *Pinus pumila*, *Duschekia fruticosa*, *Rubus sachalinensis*, *Rosa acicularis*, *Spiraea media*, *S. flexuosa*; в верхнем поясе гор к ним прибавляются *Rhododendron aureum*, *Rubus komarovii*, но одновременно в ассоциации встречается, за редким исключением (за счет ив), не более 2—3 видов кустарников.

В травяно-кустарничковом ярусе — *Ledum palustre*, *L. hypoleucum* (cop.$_3$—soc.), единичны *Calamagrostis langsdorffii*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium*, *Lycopodium annotinum*, *Carex globularis*, *C. sordida*, *Gymnocarpium dryopteris*. *Vaccinium vitis-idaea* встречается как единично, так и в отдельных участках ассоциации в заметном количестве.

В моховом покрове сфагны с отмершей частью достигают необычной мощности — 70—100 см, что говорит о длительном периоде их господства в напочвенном покрове. Преобладают *Sphagnum girgensohnii* (soc.), *S. fuscum*, *S. angustifolium*, *S. fimbriatum*. Характерно, что именно в тех экотопах, где такой мощный покров (например, бассейн р. Большой Табунейки), в подросте нижнегорных ассоциаций довольно многочисленна ель. Там, где зарастают обнажения камней, в основном зеленые мхи — *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum* (cop.$_1$) и другие виды (подробнее о моховом покрове см.: Стецура, 1983).

Описанные насаждения обычно окружены зеленомошными лиственничниками, иногда к ним примыкают сфагновые ельники. Судя по нашим наблюдениям, после беглых пожаров сфагновые лиственничники могут сменяться зеленомошными. После сгорания мощного покрова сфагнов мерзлота опускается вглубь; затем развивается зеленомошный покров, что в свою очередь обусловливает поднятие мерзлоты и развитие покрова из сфагнов.

Таким образом, моховые лиственничники — один из закономерных и важнейших компонентов в растительности Зейского государственного заповедника, играющий большую роль в закреплении горных склонов. Изучение рассмотренных в данном сообщении нижнегорных моховых лиственничников тем более важно, что они находятся в зоне влияния Зейского водохранилища. Их ассоциации образуют эколого-фитоценотический ряд, размещающийся в экотопах с почвами от свежих и влажноватых подзолистых гумусово-иллювиальных до влажных и сырых подзолисто-болотных.

Состояние возобновления, состав подчиненных ярусов и другие признаки позволяют судить о направлении развития горных моховых лиственничников и их месте в системе растительности Зейского заповедника.

ЛИТЕРАТУРА

Бардунов Л. В. Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. М.; Л.: Наука, 1969. 330 с. — *Витвицкий Г. Н.* Климат. — В кн.: Южная часть Дальнего Востока. М.: Наука, 1969, с. 70—96. — *Голышева Л. Ф.* Основные черты флоры и растительности Зейского заповедника. — Комаровские чтения, 26. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 78—88. — *Горовой П. Г.*, *Шаповал И. И.*, *Васильев Н. Г.* Высокогорная флора и растительность хр. Тукурингра. — Комаровские чтения, 21, Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1974, с. 5—42. — *Готванский В. И.* Рельеф восточной части хр. Тукурингра. — В кн.: Геоморфологические, ландшафтные и биогеохимические исследования в Приамурье. М.: Наука, 1968, с. 11—23. — *Грибова С. А.* Главнейшие черты растительного покрова западной части Амурской области. — В кн.: Амурская тайга. Л.: Наука, 1969, с. 16—35. — *Домбровская А. В.*, *Шляков Р. Н.* Лишайники и мхи Севера европейской части СССР. Л.: Наука, 1967. 182 с. — *Доронина Ю. А.* Флора и растительность бассейна р. Уды. Новосибирск: Наука, 1973. 144 с. — *Ильинская С. А.*, *Брысова Л. П.* Леса Зейского Приамурья. М.: Наука, 1965. 210 с. — *Колесников Б. П.* Растительность восточных склонов среднего Сихотэ-Алиня. — Тр. Сихотэ-Алинского гос. заповед., т. 1, М., 1938, с. 205—207. — *Колесников Б. П.* Обыкновенная сосна (*Pinus silvestris* L. s. l.) на юго-восточной границе своего ареала. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1945, № 5—6, с. 112—125. — *Куваев В. Б.* Ботанико-географический профиль через левобережье Амура и Южную Якутию. — Бот. журн., 1964, т. 49, № 4, с. 511—522. — *Куваев В. Б.*, *Стецура Н. Н.* Моховые аянские ельники в восточной части хребта Тукурингра. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 9, с. 1197—1206. — *Кузенева О. И.* Палы тайги Приамурья. — Лесн. журн., 1914, № 9—10, с. 1371—1405. — *Ливеровский Ю. А.* Почвы. — В кн.: Южная часть Дальнего Востока. М.: Наука, 1969, с. 159—205. — *Никольская В. В.* Типы рельефа и геоморфологическое районирование. — В кн.: Южная часть Дальнего Востока. М.: Наука, 1969, с. 64—66. — *Орлов А. Я.* Хвойные леса Амгунь-Буреинского междуречья. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 208 с. — *Розенберг В. А.* Краткий очерк растительности Охотского района. — В кн.: Биологические ресурсы Дальнего Востока. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 57—80. — *Сочава В. Б.* Зональные черты растительного покрова на пространстве от хр. Тукурингра до Амура. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 2, с. 195—210.— *Стецура Н. Н.* Моховые синузии в хвойных лесах хр. Тукурингра. ВНИИ охраны природы и заповедного дела. Депонировано в ВИНИТИ, № 4769-83 Деп., 29 VIII 1983. — *Флора* и растительность хребта Тукурингра (Амурская область)/Под ред. И. А. Губанова. М.: Изд-во МГУ, 1981. 268 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Эдельштейн Я. С.* Основы геоморфологии. М.; Л.: Госгеолитиздат, 1947. 399 с.

ВИЛАР, Садки-Знаменское Московской области,
Зейский государственный заповедник.

Получено 15 III 1984.

УДК 581.48 : 631.4 : 581.526.53 : 581.524.44

Я. И. Мовчан, В. В. Осычнюк

ДИНАМИКА ПОЧВЕННОГО ЗАПАСА СЕМЯН И ВСХОДОВ В СТЕПНЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ

MOVCHAN Ya. I., OSSYCHNJUK V. V. DYNAMIC OF SOIL SEED AND SEEDLINGS RESOURCE IN THE STEPPE PHYTOCOENOSES

Рассматриваются закономерности формирования и реализации запаса семян в степных фитоценозах. Приводятся данные о распределении и реализации почвенного запаса семян в зависимости от глубины погребения, сезона и фитоценотических условий. Прослежена сезонная динамика всходов в фитоценозах — звеньях сукцессионного ряда. Показана превалирующая роль биотических факторов в формировании сукцессий в условиях заповедника. Анализируются механизмы стабилизации фитоценозов, основывающиеся на семенном воспроизводстве.

Изучению семенного воспроизводства компонентов различных фитоценозов уделяется много внимания, о чем свидетельствует обширная литература. Однако при ее анализе можно заметить, что разные биотопы изучены неравномерно. Наибольшее число работ посвящено исследованию запасов семян на лугах, несколько меньше — в лесах, совсем немного — в степях. Большинство последних касается северных (луговых) степей, в то время как настоящим степям посвящено всего несколько работ (Кузнецова, 1959; Лебедева, 1964; Осичнюк, 1973; Осичнюк, Шупранов, 1978; Генов, Генова, 1977). Еще меньше сведений о путях формирования и реализации запаса семян в степных фитоценозах. Этот пробел в какой-то мере восполняет наша работа.

Объект исследований. Материал и методика

Формирование почвенного запаса семян определяется видовой насыщенностью фитоценоза, уровнем семенной продуктивности и способом диссеминации его компонентов, эффективностью факторов, обеспечивающих привнесение семян извне, действием деструкционных агентов, разрушающих семена. Способность семян многих видов длительное время (по Работнову, 1974, — до 50 лет) сохранять всхожесть обусловливает поддержание определенного уровня семенного запаса вне зависимости от поступления семян в том или ином году. В этом проявляется стабилизирующая функция запаса семян.

Исследования проводили в северных приазовских степях — в заповедной Хомутовской степи (отделение Украинского государственного степного заповедника) и на прилегающих к ней пастбищах в 1974—1976 и 1980—1981 гг. Изучали на пастбище дигрессивный разнотравный типчатник (РТ), близкий по структуре к фитоценозам, преобладавшим в Хомутовской степи в дозаповедный период, на косимом участке заповедной степи разнотравно-типчаково-лессинговоковыльник (РТК) и на участке абсолютно заповедной степи (АЗС) серию фитоценозов: полидоминантные узколистномятликово-типчаково-лессинговоковыльники (УМТК), типчаково-(ковыльно)-узколистномятличники (ТКУМ), узколистномятликово-ползуче(волосисто)-пырейники (УМПП, УМВП), узколистномятликово-безостобромопсисники (УМББ) и монодоминантные ползуче-(волосисто)-пырейники (ПП, ВП) и безостобромопсисники (ББ). При выборе опытных фитоценозов учитывали степень близости орографических и эдафических условий, удаленность фитоценозов друг от друга. Характеристики физико-географических условий Приазовья и опытных фитоценозов приведены в других работах (Осичнюк, 1973; Быстрицкая, Осычнюк, 1975). Отметим лишь, что в совокупности исследуемые фитоценозы составляют резерватогенный сукцессионный ряд, формирующийся под влиянием заповедного режима (Осычнюк и др., 1976).

В этих же фитоценозах проводили изучение особенностей формируемых ими микроклиматических условий, первичной биологической продуктивности (Быстрицкая, Осычнюк, 1975), семенной продуктивности основных компонентов (Осичнюк, Шупранов, 1978) и возрастного состава ценопопуляций эдификаторов (Осичнюк, Панова, 1978).

Определение запаса семян проводили путем промывания монолитов размером 10×10×10 см в 10-кратной повторности. При отборе монолита с поверхности почвы убирали живые растения и подстилку, учитывали семена, находящиеся в последней и на поверхности почвы. Монолит расчленяли на 2 части по вертикали — верхнюю 0—5 и нижнюю 5—10 см. Каждую часть промывали отдельно. Во избежание потери всхожести семян солевые растворы при промывке не применяли. Ограничение проб глубиной 10 см вызвано тем, что, во-первых, более глубокие слои почвы содержат очень небольшое количество семян, во-вторых, их биологическое значение незначительно, так как проростки, если и появляются, то обычно погибают, не достигнув поверхности почвы. Мы акцентировали наше внимание на семенах, не имеющих механических или грибных повреждений, и рассматривали их как жизнеспособные. Динамику всходов изучали на дециметровых площадках в 10-кратной повторности. Каждый всход фиксировали с помощью металлической этикетки, припаянной к проволоке сечением 0.7 мм. Наблюдения проводили или каждые 2—4 дня на протяжении всего вегетационного сезона (1974, 1976 гг.), или периодами по 20—30 дней соответственно весной, летом и осенью (1975, 1980, 1981 гг.). Ниже приводим результаты исследований.

1. Почвенный запас семян

Наибольшее число семян — 28 400 штук на 1 м^2 — было отмечено в почве пастбищ (табл. 1). В РТК на косимом (без выпаса) участке степи семян меньше — 9200, что связано с покосом, проводимым в июне, вследствие которого значительная часть семян выносится с сеном, не успевая созреть и осыпаться. Это отмечали ряд исследователей для Хомутовской степи (Лебедева, 1964; Осичнюк, 1973). Сравнительно небольшое число семян в почве монодоминантных корневищно-злаковых ПП и ББ АЗС (соответственно 8200 и 11 800 штук на 1 м^2) обусловлено, с одной стороны, их флористической бедностью (число постоянных видов — 20—25), кроме того, компоненты этих фитоценозов, в том числе и доминирующие, плодоносят далеко не каждый год, с другой — с толщиной подстилки, нижний слой которой часто настолько уплотнен, что препятствует проникновению семян в почву (Осичнюк, 1973). В связи с этим следует отметить неоднократно наблюдаемое несвоевременное прорастание семян в подстилке (в августе—сентябре, реже — весной), спровоцированное выпадением осадков. С подсыханием подстилки проростки, как правило, погибают, не достигнув корнями почвы.

ТАБЛИЦА 1

Запас жизнеспособных семян в почве и его вертикальное распределение в степных фитоценозах (средние данные за 1974—1976 и 1980—1981 гг., штук/м^2)

Биотоп	Фитоценоз	Горизонт почвы			Общий запас
		поверхность	0—5 см	5—10 см	
Пастбище	РТ	1400 4.9 (4.0—11.2)	20600 72.5 (76.5—58.4)	6400 22.5 (19.5—30.4)	28400 100
Косимая степь	РТК	1600 17.4 (6.3—45.2)	5800 63.0 (74.6—34.0)	1800 19.6 (19.1—20.8)	9200 100
Заповедная степь	УМТК	2700 14.1 (10.7—19.0)	11600 60.4 (68.3—49.0)	4900 25.5 (21.0—32.0)	19200 100
	ПП	1000 12.0 (2.2—17.5)	4900 60.0 (73.6—51.4)	2300 28.0 (24.2—31.1)	8200 100
	ББ	400 3.6	7000 59.1	4400 37.3	11800 100

Примечание. В числителе — запас семян в горизонте, в знаменателе — процент от общего запаса семян, в скобках указано сезонное изменение осемененности горизонта (весна—лето—осень).

Во всех исследованных фитоценозах прослеживается неравномерность вертикального распределения семян, как всех, так и жизнеспособных, что согласуется с данными исследований многих авторов (Антипин, 1939; Работнов, 1948; Зеленчук, 1968, и др.). Наибольшее число семян отмечено в пастбищных фитоценозах РТ — только жизнеспособных свыше 28 тыс. на 1 м^2, из которых в верхнем слое почвы (0—5 см) содержится 72.5 % (табл. 1). С глубиной количество семян резко уменьшается. Сравнительно небольшое количество семян на поверхности почвы в РТ, очевидно, можно объяснить втаптыванием семян в почву выпасаемыми животными. Общий большой запас семян в почвах пастбищных фитоценозов определяется высокой семенной продуктивностью их видов-компонентов и притоком семян сорняков из близлежащих биотопов. В УМТК фитоценозах АЗС наибольшее число семян — 60.4 % — сосредоточено в слое почвы 0—5 см, что, по-видимому, объясняется облегченным прохождением через слой подстилки и возможностью прорастания из горизонта 5—10 см (поэтому в горизонте 5—10 см задерживается незначительное количество семян, а тем самым увеличивается доля в общем запасе семян из горизонта 0—5 см). Способности прорастания семян из горизонта 5—10 см связаны со спецификой эдафических условий, создающихся на этой глубине в фитоценозах дерновинных злаков. Удельный вес жизнеспособных семян в УМТК на глубине 5—10 см по сравнению с вышележащими горизонтами увеличивается, что, очевидно, связано с затуханием действия деструкционного фактора — грызунов и насекомых. В корневищно-злаковых фитоценозах в горизонте 5—10 см количество семян несколько увеличивается (до 37.3 % в ББ, в то время как в РТ и РТК — 22.5 и 19.6 % соответственно, табл. 1), что является результатом многолетнего накопления семян, прорастание которых ввиду аллелопатических и эдафических условий затруднено. Кроме того, семена, длительное время находящиеся в горизонте 5—10 см корневищно-злаковых фитоценозов, подвергаются усиленному воздействию микофлоры, для которой условия, складывающиеся в этих фитоценозах, благоприятны.

Прослежены сезонные как качественные, так и количественные изменения в распределении семян. На протяжении вегетационного сезона общий запас семян изменяется обычно мало. Во второй половине лета заметно увеличивается число семян в подстилке и на поверхности почвы за счет диссеминации текущего года. К этому времени почвенный семенной запас уменьшается из-за прорастания части семян в весеннее время, а также вследствие действия деструкционных агентов. Можно предположить, что со временем семена с поверхности почвы проникают вглубь и поэтому происходит увеличение запаса семян в нижних слоях почвы (к весне, табл. 1).

В почве любых фитоценозов наиболее часто встречаются семена растений, произрастающих в данном фитоценозе или в непосредственной близости от него. Часть семян может быть из более отдаленных местообитаний, например таких видов, как *Alcea rugosa*, *Lavatera thuringiaca L.*, *Vicia tenuifolia*, *Salsola australis* R. Br. Известны случаи, когда семена перемещались на расстояния 300—500 м и даже свыше километра (*S. australis*).

Следует отметить, что в весенних пробах обычно отсутствуют жизнеспособные семена ряда эдификаторов — ковылей, типчака *Festuca rupicola* Heuff., других злаков. По-видимому, это можно объяснить способностью семян большинства злаков прорастать без длительного периода покоя и высокой энергией прорастания. В августовских пробах присутствуют семена мятлика узколистного *Poa angustifolia* L. и типчака *Festuca rupicola*, реже — ковылей (*Stipa lessingiana* Trin. et Rupr., *S. capillata* L., *S. pulcherrima* C. Koch.), других злаков (*Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub, *B. inermis* (Leys.) Holub), но большинство из них повреждено грызунами и насекомыми. Из осыпавшихся на почву семян ковылей бывает повреждено 40—90 %; число поврежденных семян с течением времени становится более значительным. Между тем при сборе семян непосредственно с растений поврежденные (недоразвитые учитывались отдельно) редко превышали 5 % от их общего числа. У других видов растений также повреждается значительное количество семян.

2. Всхожесть семян

Как известно, семена почти всех одно- и двулетних растений и большинства злаков обладают высокой всхожестью. В наших опытах после 3—4-месячного хранения в лабораторных условиях собранные с растений семена начинали прорастать на 3—4-й день; спустя 6—8 дней от начала прорастания непроросшими остались меньше половины семян. Динамика прорастания семян, собранных с растений, показана на рис. 1. Часть непроросших семян всех видов сгнила, но некоторые до конца проращивания внешне выглядели вполне жизнеспособными.

Обращает на себя внимание динамика прорастания семян отдельных видов: семена *Salvia tesquicola*, обычного в корневищно-злаковых фитоценозах вида, успевали прорастать до начала интенсивного прорастания *Bromopsis inermis*, что можно рассматривать как адаптивный признак. Возможно, таковым также является растянутость периода прорастания *Salvia austriaca* Jacq., *Elytrigia trichophora* (Link.) Nevski, *Calophaca wolgarica* (L. fil.) DC., *Poa angustifolia* и некоторых других видов.

Растянутость периода прорастания наблюдается в основном у представителей бобовых, лютиковых, некоторых зонтичных, астровых. В опытах, проведенных нами ранее, в 1966—1969 гг., прорастание семян *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. растянулось на 4—13 месяцев, а всходы *Clematis pseudoflammula* Schmalh. ex Lipsky появились только на третий год.

Всхожесть семян, собранных с растений и извлеченных из почвы в том или ином фитоценозе, как правило, разная, поэтому мы провели серию опытов с проращиванием семян, извлеченных из почвы исследуемых фитоценозов. Результаты проращивания в лабораторных условиях семян, извлеченных из разных горизонтов почвы, представлены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Прорастание семян, извлеченных из разных горизонтов почвы степных фитоценозов в лабораторных условиях (в процентах от высеянных)

Биотоп	Фитоценоз	Горизонт почвы			
		поверхность	0—5 см	5—10 см	среднее
Пастбище	РТ	4.6	3.8	0.7	2.7
Косимая степь	РТК	4.5	2.6	3.4	2.8
Заповедная степь	УМТК	3.5	5.6	9.3	6.2
	ПП	4.3	3.9	2.5	3.5

Семена из горизонта 5—10 см РТ и ПП характеризуются наименьшей всхожестью (0.7 и 2.5 % соответственно), что, возможно, связано с длительным пребыванием их в почве и как следствие этого — потерей всхожести из-за естественного старения и действия деструкционных факторов. Наивысшей всхожестью отличаются семена из почв УМТК (из обоих горизонтов — 0—5 и 5—10 см) — соответственно 5.6 и 9.3 %, т. е. прослеживается тенденция повышения всхожести этих семян с глубиной.

Видовой состав проросших семян (извлеченных из почвы) приведен в табл. 3. В количественном отношении преобладали семена *Ceratocephala testiculata*, *Chenopodium album* и листовые почки *Poa bulbosa* в РТ, семена *Melilotus officinalis* — в РТ, РТК, УМТК, *Linum austriacum* — в РТК и УМТК, *Silene artemisetorum* — в РТК, *Stachys krynkensis* — в УМТК. Присутствие в большом количестве семян *Melilotus officinalis* в ряде фитоценозов объясняется их заносом во время пыльной бури. В ПП были зарегистрированы проростки семян только у четырех видов: *Stachys krynkensis*, *Verbascum lychnitis*, *Falcaria vulgaris*, *Salvia tesquicola*. Это несомненно связано с аллелопатическими условиями фитоценоза, определяемыми *Elytrigia repens* (L.) Nevski. Аллелопатическому воздействию выделений пырея семена подверглись, еще находясь в почве; влияние таких выделений на фитоценотические условия не вызывает сомнений (Осычнюк,

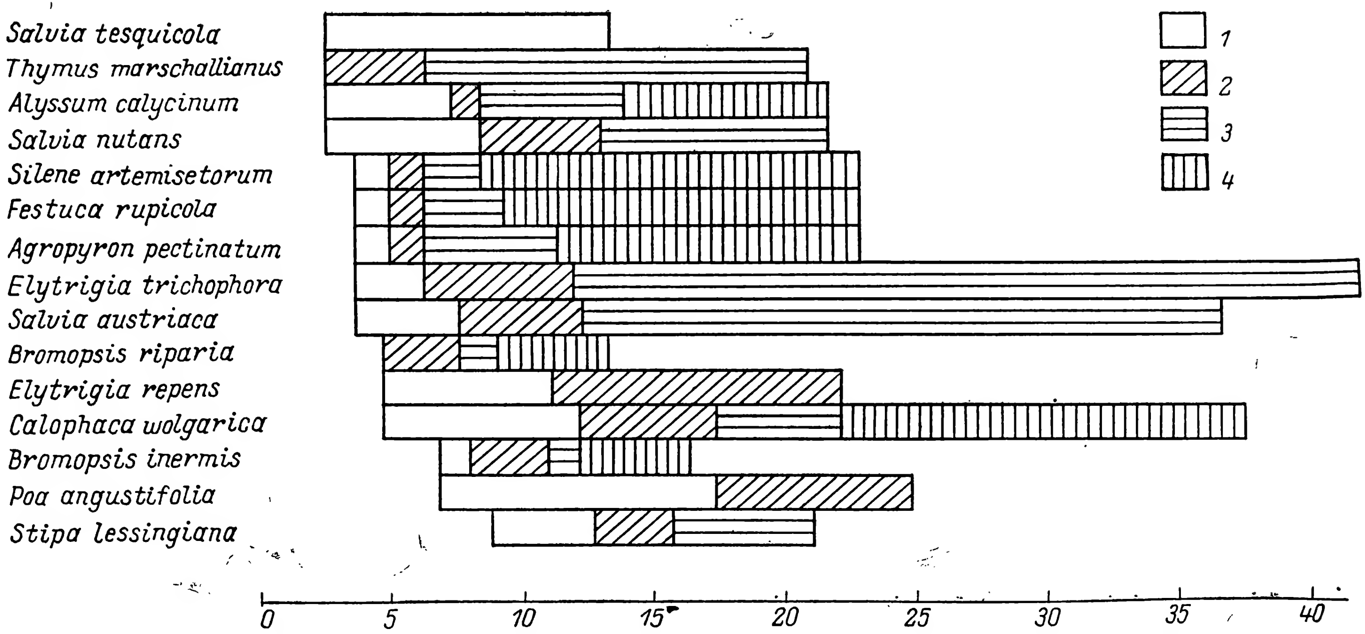


Рис. 1. Динамика прорастания семян, собранных с растений, в лабораторных условиях.

Прекращение прорастания фиксировалось отсутствием новых проростков до конца опыта. Количество проросших семян, %: *1* — менее 25, *2* — 26—49, *3* — 50—74, *4* — 75 % и более. *По оси абсцисс* — дни проращивания.

ТАБЛИЦА 3

Видовой состав проросших в лабораторных условиях семян, извлеченных из почвы степных фитоценозов

Вид	Фитоценозы			
	РТ	РТК	УМТК	ПП
Ceratocephala testiculata (Crantz) Bess.	++			
Chenopodium album L.	++			
Poa bulbosa L.	++			
Amaranthus retroflexus L.	+			
Linaria vulgaris Mill.	+			
Convolvulus arvensis L.	+			
Arenaria uralensis Pall. ex Spreng.	+	+		
Trinia hispida Hofm.	+	+		
Melilotus officinalis (L.) Pall.	++	++	++	
Coronilla varia L.	+	+	+	
Linum austriacum L.	+	++	++	
Verbascum lychnitis L.	+			+
Stachys krynkensis Kotov	+		++	+
Alcea rugosa Alef.		+		
Dianthus pallens Sibth. et Smith.		+		
Erysimum diffusum Ehrh.		+		
Nepeta parviflora Bieb.		+		
Silene artemisetorum (Klok.) Cher.		++	+	
Centaurea adpressa Ledeb.		+	+	
Salvia nutans L.		+	+	
Veronica austriaca L.		+	+	
Marrubium praecox Janka			+	
Vicia tenuifolia Roth.			+	
Falcaria vulgaris Bernh.			+	+
Salvia tesquicola Klok. et Pobed.			+	+

Примечание. Один крестик — наличие проросших семян, два — массовое прорастание.

1966). Наряду с этим семена в ПП подвергаются также воздействию мощного слоя подстилки и связанных с последней специфических условий — микроклиматических и микробоценотических; возможно, их совокупность формирует режим замкнутости (в понимании К. А. Куркина, 1973).

3. Сезонная динамика всходов

Динамика всходов представлена на рис. 2. Весной максимальное количество всходов наблюдалось в РТ, осенью — в УМТК и РТК. Существование во всех фитоценозах двух максимумов появления всходов при значительном запасе семян в почве определяется, очевидно, в первую очередь факторами абиотическими. Так, наступление весеннего максимума появления всходов совпадает с повышением суммарных среднесуточных температур за 5 дней до 55—70 °С и, очевидно, не зависит от количества выпадающих в это время атмосферных осадков (учитывая, что запас почвенной влаги близок к предельной полевой влагоемкости). Осенний максимум совпадает с выпадением значительного количества осадков и уменьшением суммарных среднесуточных температур за 5 дней от 100 до 25° (при дальнейшем понижении температуры новые всходы не появляются). Нарушение картины появления всходов можно наблюдать в очень дождливое лето, когда в июле—августе намечается третий пик (1977, 1980). Роль весенних всходов в семенном воспроизводстве в УМТК, РТ, РТК значительно меньше, чем осенних, поскольку в основном выживают осенние всходы; в этих фитоценозах воспроизведение семенным путем происходит в основном за счет осенних всходов. На рис. 2 видно значительное число выживших всходов, зафиксированных в зимние и ранневесенние месяцы, когда новые всходы не появляются. Количество всходов в летние месяцы, зафиксированное в РТ, РТК, УМТК, меньше, чем весной, что указывает на отмирание большего числа весенних всходов.

Всего всходов в среднем на 1 м^2 появилось: в РТ весной 1050 штук (из них погибло 88 %), осенью — 460 (погибло 37 %), в РТК соответственно — 460

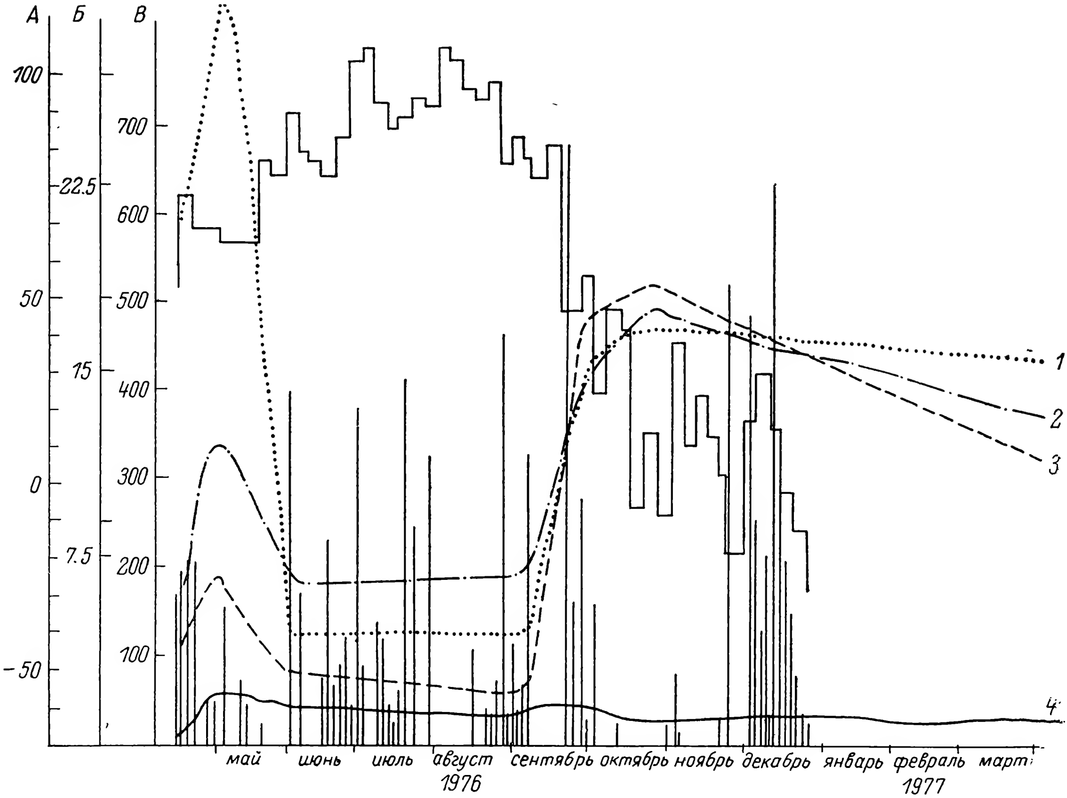


Рис. 2. Сезонная динамика всходов.

По оси абсцисс — время наблюдения; *по осям ординат*: *А* — температура, °С; *Б* — атмосферные осадки; *В* — всходы, штук на 1 м²; *сплошная линия* — динамика среднесуточных температур (за 5 суток), *вертикальные линии* — среднесуточные показатели атмосферных осадков: *1* — РТ, *2* — РТК, *3* — УМТК, *4* — ББ.

(погибло 63 %) и 360 (погибло 53 %), на АЗС в УМТК — 400 (погибло 86 %) и 750 (погибло 68 %), в корневищно-злаковом ББ — 60 (погибло 83 %) и 20 (погибло 50 %). Подавляющее большинство весенних всходов погибает, особенно много — в фитоценозах пастбищ и АЗС. На пастбищах гибель многих всходов происходит под воздействием выпаса, на АЗС, очевидно, под воздействием специфической фитоценотической обстановки. Рассматривая условия, формирующиеся в фитоценозах АЗС, особенно корневищно-злаковых, необходимо учитывать, с одной стороны, плотность и мощность подстилки, конкуренцию растений за свет, влагу и питательные вещества, с другой — аллелопатические условия (Гродзінський, 1964; Осычнюк, 1966; Осичнюк, 1973).

Как показывают наши опыты (Осычнюк, 1966), после перекапывания верхнего слоя почвы (0—10 см) в ПП фитоценозе без удаления подстилки и надземной массы *Elytrigia repens* жизнеспособность появившихся всходов на этой площадке значительно ниже, чем на такой же вскопанной площадке с предварительным удалением надземных органов растений. Это же наблюдается и в дерновинно-злаковых фитоценозах АЗС, хотя и в несколько менее выраженном виде.

Наименьшее количество всходов наблюдается в монодоминантных корневищно-злаковых фитоценозах, однако оно может значительно различаться в разных фитоценозах, образуемых одним и тем же видом. Так, пырейники молодой косимой залежи (8-летней) по количеству всходов мало чем отличаются от дерновинных сообществ. Среди всходов, выживших и достигших генеративного состояния, отмечены особи *Festuca rupicola* и *Stipa lessingiana*. Плотность их ценопопуляций, особенно первого, продолжает увеличиваться, и следует ожидать, что вскоре залежные косимые пырейники будут заменены типчатниками. Пырейники некосимой залежи довольно быстро приобретают структуру, свойственную пырейникам АЗС. Молодые пырейники АЗС отличаются ярко выраженной монодоминантностью, для старых характерно образование особого типа разреженности, на которой усиливается *Poa angustifolia*. Разреженность в центре такого ПП характеризуется увеличением количества всходов. Пространственная структура дерновинно-злаковых фитоценозов, особенно косимой степи (наличие кальвиций, слаборазвитая подстилка), способствует выживанию всходов эдификаторов, ряда стержнекорневых мало- и многолетников. Происходит стабильное воспроизведение полидоминантного, поликомпонентного фитоценоза. С уплотнением травостоя и увеличением мощности подстилки в условиях АЗС начинает преобладать вегетативное размножение, преимущества в фитоценозах получают вегетативно подвижные корневищно-злаковые виды. Происходит трансформация дерновинно-злаковых фитоценозов в корневищно-злаковые. В условиях, формируемых последними, выживает весьма ограниченное число видов, наиболее обычных для этих фитоценозов (*Poa angustifolia*, *Falcaria vulgaris*, *Salvia tesquicola*, *Stachys krynkensis*) и очень редко других.

4. Анализ закономерностей семенного воспроизводства в степных фитоценозах с учетом этапов почвенного запаса семян и всходов

В табл. 4 представлены некоторые обобщенные данные по материалам изучения указанных степных фитоценозов. Наименьшее количество всходов по отношению к запасу семян в почве появляется в корневищно-злаковых фитоценозах АЗС, в остальных этот показатель более высокий. Поскольку семена, извлеченные из почв разных фитоценозов, показывают почти одинаковую всхожесть (табл. 2), причина низкого семенного воспроизводства в корневищно-злаковых фитоценозах, по-видимому, связана с ценотическими условиями. В большинстве фитоценозов, за исключением РТК и в меньшей мере УМТК, выживает почти одинаковое количество всходов. Это позволяет предположить, что специфика регуляции структуры каждого фитоценоза, реализация режима его замкнутости заключается прежде всего в специфике режимов прорастания. Именно на этом этапе происходит в основном отбор особей и видов, приспособленных к условиям, характерным для данного фитоценоза. Процент выживших всходов от количества семян, находящихся в почве того или иного фитоценоза, в какой-то мере указывает на значение семенного воспроизведения в данном фитоценозе. Так, в ББ реализуется в 10 раз меньше диаспор по сравнению с рядом расположенным УМТК.

Показатель прорастания семян в степных фитоценозах тесно коррелирует с общим запасом жизнеспособных семян ($r=0.9$) и с запасом семян в горизонте 0—5 см ($r=0.94$), в несколько меньшей мере — с запасом семян на поверхности почвы ($r=0.7$), в еще меньшей мере — в горизонте 5—10 см ($r=0.4$), т. е. эффективность воспроизведения компонентов фитоценозов семенным путем зависит прежде всего от запаса семян в верхнем 0—5-сантиметровом слое почвы. Динамика появления всходов тесно связана с климатическими условиями (рис. 2).

Полученные результаты по динамике запасов семян и всходов в степных фитоценозах позволяют вычленить некоторые элементы механизмов устойчивости и стабильности этих фитоценозов, функционирование которых связано с процессами семенного воспроизведения. Под стабильностью понимается про-

ТАБЛИЦА 4

Показатели семенного воспроизведения в степных фитоценозах с учетом этапов почвенного запаса семян и всходов

Биотоп	Фитоценоз	Запас жизнеспособных семян, штук на 1 м²	Количество всходов		
			появившихся (процент от общего запаса)	выживших, %	
				от появившихся	от общего запаса
Пастбище	РТ	28400	5.3	26.5	1.4
Косимая степь	РТК	9200	8.9	43.0	3.7
Заповедная степь	УТМК	19200	6.0	33.9	2.0
	ББ	11800	0.7	25.0	0.2

явление относительного постоянства системы в случае воздействия стабильного, регулярного фактора. Проявление относительного постоянства системы в случае воздействия как стабильных, так и нестабильных, нерегулярных факторов рассматривается как проявление ею устойчивости. Стабилизация (процесс достижения стабильности) фитоценоза основывается на воспроизведении его адаптивных структур (Осычнюк, Мовчан, 1982) и реализуется в виде отбора организмов и ценопопуляций по фенотипическим признакам. При этом осуществляется трансформация популяционного состава фитоценоза, заключающаяся в отборе видов определенных экобиоморф, соответствующих формирующимся условиям фитоценоза (Шеляг-Сосонко, Мовчан, 1982).

Из исследованных фитоценозов стабильными являются: в условиях умеренного постоянного выпаса — РТ, в условиях ежегодного выкашивания — РТК, в условиях АЗС — ПП, ВП, ББ (УМПП, УМВП, УМББ). РТ стабилизируется интенсификацией семенной продуктивности и высокой выживаемостью осенних всходов. Высокий показатель выживаемости всходов и всхожести семян, характерный для РТК, объясняется, по-видимому, благоприятными ценотическими условиями, способствующими семенному воспроизведению. В ББ в связи с невозможностью эффективного семенного воспроизведения превалирует вегетативное размножение (как и в других корневищно-злаковых фитоценозах). Неблагоприятные условия для накопления, сохранения, прорастания семян и выживания всходов в условиях АЗС способствовали формированию корневищно-злаковых фитоценозов. Таким образом, РТ и РТК оказались неустойчивыми к действию фактора заповедности. Под действием данного фактора они претерпевают сукцессионную трансформацию фитоценоструктуры на пути достижения соответствия условиям АЗС. УМТК, рассматриваемый как переходный по своей структуре фитоценоз в резерватогенном постпасквальном (или постфенисекциальном) сукцессионном ряду, нестабилен. Возможно, более или менее длительное существование таких фитоценозов наряду с определенными эдафическими условиями (близким к поверхности залеганием карбонатов) поддерживается также в некоторой мере достаточно мощным семенным воспроизведением, максимум которого приурочен к осени (времени ослабления напряженности ценотического взаимодействия). Стабильность ББ, ПП, ВП во многом определяется их значительной замкнутостью.

Таким образом, по результатам изучения семенного запаса и путей его реализации в степных фитоценозах можно сделать следующие выводы. Наибольший запас семян характерен для РТ пастбищ, наименьший — для ПП АЗС. Прослежена сезонная динамика запасов семян в отдельных почвенных горизонтах; в течение зимы происходит сдвиг наиболее осемененного горизонта вниз. В целом показатель осемененности фитоценозов характеризуется значительной стабильностью, в чем отражается постоянство фитоценозов. Присутствие семян видов, которые не являются компонентами данного фитоценоза, незначительно (за исключением РТ).

Проращивание в лабораторных условиях показало, что наивысшей всхожестью (6.2 %) характеризуются семена из УМТК. Среди проросших семян, извлеченных из почвы ПП, отмечены проростки только четырех видов.

Показана приуроченность весеннего и осеннего максимумов появления всходов к определенным климатическим параметрам среды: весенний максимум совпадает с повышением температуры, осенний — с выпадением осадков и понижением среднесуточных температур. Эффективность семенного воспроизведения зависит прежде всего от условий прорастания. Последнее особенно затруднено в корневищно-злаковых фитоценозах, где формируются мощная подстилка и специфические аллелопатические условия. Семенное воспроизведение осуществляется в основном за счет осенних всходов. Наиболее значим в этом отношении запас семян 0—5-сантиметрового и надпочвенного горизонтов.

ЛИТЕРАТУРА

Антипин Н. А. К вопросу о семенном возобновлении. — Сов. ботаника, 1939, № 1, с. 54—60. — *Быстрицкая Т. Л., Осычнюк В. В.* Почвы и первичная биологическая продуктивность степей Приазовья. М.: Наука, 1975. 110 с. — *Генов А. П., Генова Л. Ф.* До питания про насінну продуктивність деяких рослин заповідника «Хомутовський степ». — В кн.:

Охорона, вивчення та збагачення рослинного світу. Київ: Наук. думка, 1977, с. 84—86. — *Гродзінський А. М.* Питання взаємовпливу між співкомпонентами фітоценозу. — Укр. бот. журн., 1964, т. 21, № 3, с. 3—11. — *Зеленчук Т. К.* Видовой состав и количество жизнеспособных семян в почве и на ее поверхности под луговой растительностью. — Бот. журн., 1968-т. 53, № 12, с. 1755—1765. — *Кузнецова Г. О.* Насіннева продуктивність деяких рослин Хомутовського степу. — Укр. бот. журн., 1959, т. 16, № 1, с. 32—70. — *Куркин К. А.* Экологоценотический режим замкнутости луговых биогеоценозов. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973, с. 137—147. — *Лебедева М. Ф.* Наявність насіння в грунті степових ценозів (на прикладі Хомутовського степу). — В кн.: Проблеми експериментальної ботаніки. — Київ: Наук. думка, 1964, с. 118—123. — *Осичнюк В. В.* Зміни рослинного покриву степу. — В кн.: Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення, піски. —Київ: Наук. думка, 1973, с. 249—315. — *Осичнюк В. В., Панова Л. С.* Зміна вікових спектрів ценопопуляцій деяких компонентів степових фітоценозів. — Укр. бот. журн., 1978, т. 35, № 6, с. 500—505. — *Осичнюк В. В., Шупранов М. П.* Насінна продуктивність і врожай насіння дернинних злаків Хомутовського степу. — Укр. бот. журн., 1978, т. 35, № 2, с. 122—126. — *Осычнюк В. В.* Взаимодействие степных растений при семенном возобновлении. — В кн.: Физиолого-биохимические основы взаимного влияния растений в фитоценозах. М.: Наука, 1966, с. 159—166. — *Осычнюк В. В., Билык Г. И., Ткаченко В. С. и др.* Хомутовская степь. — В кн.: Почвенно-биогеоценологические исследования в Приазовье. М.: Наука, 1976, с. 5—132. —*Осычнюк В. В., Мовчан Я. И.* Репродуктивные аспекты стабилизации степных фитоценозов. — В кн.: VII съезд Украинского ботанического общества. Киев: Наук. думка, 1982, с. 234—235. — *Работнов Т. А.* Жизнеспособные семена в почвах луговых ценозов. — Усп. соврем. биол., 1948, т. 26, № 1, с. 551—568. — *Работнов Т. А.* Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1974. 386 с. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р., Мовчан Я. И.* Фитоценотипические аспекты регуляции фитоценозов. — В кн.: VII съезд Украинского ботанического общества. Киев: Наук. думка, 1982, с. 258.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Поступило 22 VI 1982.

УДК 581.44:582.34 : 54.06

Бот. журн., т.70, № 2

Т. А. Парибок, Н. А. Сазыкина, Б. Н. Золотарева, В. Н. Топорский

СОДЕРЖАНИЕ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ В РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ЧАСТЯХ ПОБЕГОВ НАПОЧВЕННЫХ МХОВ

T. A. PARIBOK, N. A. SAZYKINA, B. N. ZOLOTAREVA, V. N. TOPORSKY.
ELEMENT CONTENTS IN DIFFERENT AGE SHOOT SEGMENTS OF TERRESTRIAL MOSSES

Исследовано содержание 21 элемента в разновозрастных частях побегов 5 видов напочвенных мхов. У всех изученных видов содержание K и Rb наиболее высокое в верхних молодых частях побега и снижается по его длине к основанию. Концентрация Ba, Be, Ca, Co, Cr, Fe, Ni, Pb, Sc, Sn, Sr, Ti и Zr увеличивается по длине побега сверху вниз от более молодых к более старым частям. Распределение Cd, Cu, Mg, Mn и Zn в побегах разных видов оказалось различным. Виды из более сухих микроместообитаний — *Hylocomium splendens* и *Rhytidiadelphus triquetrus* — отличались повышенной концентрацией Mg, Ca, Sr, Ti и некоторых тяжелых металлов по сравнению с видами из более влажных микроместообитаний — *Polytrichum commune* и *Sphagnum girgensohnii*.

В последние 15 лет мхи как индикаторные растения широко используют для оценки состояния окружающей среды. По их химическому составу определяют локальное (LeBlanc e. a., 1974; Берзиня, 1980; Folkeson, 1981, и др.) и региональное (Rühling, Tyler, 1968, 1969, 1971, 1973; Pakarinen, Tolonen, 1976a, b; Pakarinen, 1981; Grodzińska, 1980; Lötschert, Wandtner, 1982, и др.) загрязнение атмосферного воздуха металлами. Успех такого рода работ, в частности точность биоиндикации, в известной мере зависит от выяснения особенностей минерального обмена мхов, а именно процессов накопления ими химических элементов в связи с возрастом и ростом.

В исследованиях с лесными листостебельными мхами (Tamm, 1953; Rühling, Tyler, 1970; Grodzińska, 1978; Pakarinen, Rinne, 1979) и болотными сфагновыми мхами (Pakarinen, Tolonen, 1976a; Pakarinen, 1978b; Gorham, Tilton, 1978; Lötschert, Wandtner, 1982) показано, что содержание некоторых тяжелых металлов увеличивается с возрастом, т. е. по длине побега сверху вниз; для других металлов это не выявляется. Имеющиеся данные отчасти противоречивы.

В задачу настоящей работы входило изучить распределение 21 химического элемента по длине побега пяти видов напочвенных мхов, а также получить данные о видовых особенностях в накоплении ими разных элементов. При этом определяли химический состав видов, приуроченных к более влажным — *Polytrichum commune* (Hedw.) B. S. G. и *Sphagnum girgensohnii* Russ. — и к более сухим — *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. и *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. — микроместообитаниям в сопоставимых условиях одного и того же лесного фонового местообитания. Объектом изучения был также *Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr, росший в условиях атмосферного загрязнения среды.

Материал и методика

Четыре вида — *P. commune*, *S. girgensohnii*, *H. splendens* и *R. triquetrus* — были собраны на расстоянии около 100 км от крупного города в смешанном лесу с преобладанием *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) Karst. и *Betula pubescens* Ehrh., удаленном от промышленных объектов, населенных пунктов и проезжих дорог. Пробы *C. dendroides* были взяты в 40 км от города в загородном парке, находящемся на окраине населенного пункта, а также в промышленном районе города. Первые четыре вида были собраны в течение августа, *C. dendroides* — в конце сентября 1978 г.

После сбора побеги мхов разделяли на части, которые в дальнейшем анализировали отдельно. У *P. commune* в анализ брали прирост текущего года (I), следующую за ним зеленую часть побега (II), примыкающую к ней бурую часть с листочками (III) и более нижнюю бурую, на которой листочки полностью не сохранились (IV); у *S. girgensohnii* — верхнюю зеленоватую часть стебля с короткими ветвями, т. е. головку (Г), следующую за ней зеленоватую часть (З) и ниже расположенную буроватую (Б); у *H. splendens* — 1, 2, 3 и 4 годичные ярусы (сегменты); у *R. triquetrus* и *C. dendroides* — верхнюю зеленую (З) и нижнюю бурую (Б) части побега (табл. 1 и 2).

Пробы мхов, собранные в лесу, не мыли, но из них тщательно удаляли посторонние примеси. Пробы *C. dendroides* были сильно загрязнены, особенно взятые в промышленном районе города, поэтому образцы этого мха в воздушносухом состоянии быстро промывали холодным этанолом и после обсушивания в токе воздуха многократно отряхивали. При такой процедуре значительно уменьшается загрязнение мха минеральными частицами.

Содержание золы и химических элементов определяли в параллельных навесках. Озоление проводили в муфельной печи при 450°. Элементы Ba, Be, Co, Cr, Cu, Fe, Mn, Ni, Sc, Sn и Ti определяли с помощью количественной эмиссионной спектрографии (Парибок и др., 1982). Элементы Pb, Rb, Sr, Y и Zr анализировали рентгеноспектральным флуоресцентным методом, разработанным в лаборатории физических методов анализа Всесоюзного научно-исследовательского геологического института; особенности метода описаны ранее (Парибок и др., 1981). Элементы Ca, Cd, Co, Cr, Cu, Fe, K, Mg, Mn, Ni и Zn определяли методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии на ААС фирмы Перкин-Элмер модель 503.

Результаты определения химических элементов в различных частях побегов пяти видов мхов приведены в табл. 1—3, в которых слева направо помещены сначала легкие металлы от K до Ti, а затем тяжелые — от Cu до Co. В пределах этого разделения металлы расположены по принадлежности их к группам периодической системы Д. И. Менделеева, начиная с I группы. Содержание золы выражено в процентах на сухое вещество (сушка в течение 5 ч при 104 °C).

Результаты и обсуждение

У *P. commune* (табл. 1) содержание K, Rb, Cu и Zn было самым высоким в приросте текущего года и снижалось к основанию побега. Прирост текущего года отличался также повышенной зольностью и большей концентрацией Ca, Cd и Mn по сравнению с нижележащей зеленой частью побега. К основанию побега содержание Ca и Mn возрастало, а Cd не менялось. Содержание остальных ме-

ТАБЛИЦА 1

Содержание химических элементов в разновозрастных частях побегов мхов в лесном местообитании (мкг/г сухого вещества)

Вид	Часть побега	Зола, %	K	Rb	Be	Mg	Ca	Sr	Ba	Sc	Y	Ti	Cu	Zn	Cd	Zr	Sn	Pb	Cr	Mn	Fe	Ni	Co
Polytrichum commune	I	3.32	10000	53	0.021	505	1550	4.1	3.0	—	0.58	2.3	7.3	44	0.15	0.60	—	1.2	0.9	64	105	1.3	0.19
	II	2.86	7900	43	0.031	550	1100	4.6	6.3	0.057	0.51	6.3	5.7	24	0.11	0.86	—	3.8	2.3	48	140	2.0	0.32
	III	2.51	5200	35	0.038	680	1600	7.0	11	0.063	0.53	14	4.1	18	0.10	1.2	0.23	7.1	2.6	56	235	2.4	0.50
	IV	3.13	4800	30	0.046	755	2450	14	19	0.085	0.60	15	3.8	26	0.12	1.9	0.31	9.7	3.5	98	345	2.8	0.95
Sphagnum girgensohnii	Г	3.33	9500	74	0.022	1200	2000	13	19	0.18	0.87	34	4.0	37	0.18	1.7	0.33	4.0	3.2	115	320	2.9	1.3
	З	4.27	10500	79	0.026	1100	1750	14	28	0.16	1.10	29	4.6	46	0.17	2.2	0.38	6.4	3.3	110	350	6.4	1.4
	Б	4.27	6600	33	0.049	2100	5700	36	49	0.28	1.10	98	5.4	48	0.26	3.8	0.73	20	5.4	190	880	8.3	4.1
Hylocomium splendens	1	3.87	9200	38	0.020	3400	8700	18	21	0.13	0.64	45	9.2	54	0.19	2.4	0.39	15	2.6	430	255	3.9	1.0
	2	3.17	5550	28	0.025	2450	7450	22	24	0.12	0.83	63	7.4	53	0.16	3.8	0.60	24	3.7	455	785	4.4	1.2
	3	3.64	5100	25	0.040	2900	10000	28	31	0.18	0.96	80	7.9	59	0.17	4.9	1.10	30	4.9	660	980	5.1	1.4
	4	3.83	3700	18	0.058	2650	11000	33	40	0.38	1.02	140	8.3	53	0.18	5.8	2.10	34	7.4	880	1100	8.6	2.6
Rhytidiadilphus triquetrus	З	3.47	5200	29	0.031	1500	2650	17	24	0.28	0.80	80	6.7	45	0.21	3.3	0.35	11	4.1	270	650	4.6	1.3
	Б	4.57	4300	23	0.064	1600	4500	28	50	0.73	1.10	180	7.9	50	0.23	5.9	1.15	18	7.5	320	1050	8.8	2.5

Примечание. Здесь и в табл. 3 прочерк означает, что элемент не обнаружен.

ТАБЛИЦА 2

Содержание химических элементов в зеленой (З) и бурой (Б) частях побега *Climacium dendroides* (мкг/г сухого вещества)

Местообитание	Часть побега	Зола, %	K	Rb	Be	Mg	Ca	Sr	Ba	Sc	Y	Ti	Cu	Zn	Cd	Zr	Sn	Pb	Cr	Mn	Fe	Ni	Co
Загородный парк	З	7.15	11500	28	0.075	2200	5650	20	39	0.38	2.1	180	15	61	0.44	10	1.1	8.8	2.1	105	1150	6.8	0.98
	Б	11.6	7000	15	0.35	2000	8900	43	120	0.88	3.8	380	24	111	0.39	31	4.2	35	5.8	265	3300	16	2.2
Городской парк	З	9.25	10500	86	0.15	2550	7900	55	74	0.93	3.2	270	42	175	2.30	16	4.8	17	11	68	2250	81	3.1
	Б	15.4	8450	45	0.64	2850	12000	106	310	1.90	5.5	460	82	320	1.30	40	15	58	24	160	5850	140	6.4

ТАБЛИЦА 3

Содержание химических элементов в зеленых частях мхов в лесном местообитании (мкг/г сухого вещества)

Вид	Зола, %	K	Rb	Be	Mg	Ca	Sr	Ba	Sc	Y	Ti	Cu	Zn	Cd	Zr	Sn	Pb	Cr	Mn	Fe	Ni	Co
Polytrichum commune	3.1	8950	48	0.027	528	1300	4.4	4.6	0.03	0.55	4.3	6.5	34	0.13	0.73	—	2.5	1.6	56	105	1.7	0.26
Sphagnum girgensohnii	3.8	10000	76	0.024	1150	1880	13	24	0.16	0.98	31	4.3	42	0.18	1.9	0.35	5.2	3.2	112	335	4.6	1.3
Hylocomium splendens	3.5	7380	33	0.022	2920	8080	20	23	0.13	0.74	54	8.3	53	0.18	3.1	0.47	19	3.2	442	520	4.2	1.1
Rhytidiadelphus triquetrus	3.5	5200	26	0.031	1500	2650	17	24	0.28	0.80	80	6.7	45	0.21	3.3	0.35	11	4.1	270	650	4.6	1.3

таллов увеличивалось по вертикали сверху вниз, т. е. с возрастом части побега: Mg, Be, Ni — в 1.5—2.2, Sr, Zr, Fe — в 3.2—3.4, Cr, Co — в 4—5, Ba, Ti, Pb — в 6.3—8 раз.

У *S. girgensohnii* (табл. 1) только содержание одновалентных легких металлов K и Rb было высоким в верхних зеленых частях побега и снижалось в бурой части. Содержание Y и Zn мало менялось по длине побега. Концентрация остальных металлов в побеге была больше в бурой части по сравнению с зелеными головками: Cd, Cu, Cr, Ni, Sc, Mn, Mg — в 1.4—1.8, Be, Ca, Sr, Ba, Ti, Zr, Sn, Fe, Co — в 2.3—3, Pb — в 5 раз.

У *H. splendens* (табл. 1) содержание K и Rb было самым высоким в первом, т. е. верхнем не закончившем свой рост ярусе и неуклонно снижалось с возрастом ярусов. В первом ярусе отмечены также повышенная зольность и более высокая концентрация Mg, Ca и Cu, чем во втором ярусе. Содержание Mg, Y, Cu и Cd мало менялось от второго к четвертому ярусу. Концентрация остальных металлов в побеге мха четко увеличивалась с возрастом яруса: Ba, Be, Sr, Sc, Zr, Cr, Mn, Ni, Co, Ti и Pb — в 2—3, Fe и Sn — в 4—5 раз.

У *R. triquetrus* (табл. 1) содержание K и Rb было больше в зеленой части побега, чем в бурой. Концентрации Mg, Cu, Zn, Cd и Mn в зеленой и бурой частях оказались близкими. Содержание остальных металлов было больше в бурой, чем в зеленой части побега: Ca, Sr, Be, Ba, Sc, Ti, Zr, Pb, Cr, Fe, Ni, Co и Sn — в 1.6—3.3 раза.

У *C. dendroides* (табл. 2) только концентрация K, Rb и Cd в городском парке была больше в зеленой части побега, чем в бурой. Содержание Mg в обеих частях было одинаковым, а концентрация остальных элементов была выше в бурой части мха, чем в зеленой: Ca, Sr, Sc, Y, Ti, Cu, Zn, Co, Ni и Mn — в 1.5—2.5, Be, Ba, Zr, Sn, Cr, Fe и Pb — в 2.7—4.5 раза. Характер распределения химических элементов между зеленой и бурой частями побега был одинаковым у мха в загородном и городском парках. В городском парке по сравнению с загородным мох накапливал в 2—2.5 раза больше Be, Ba, Sr, Sc и Fe и в 3—10 раз больше Cu, Zn, Cd, Sn, Pb, Cr, Co и Ni. Концентрация K во мхе в обоих местообитаниях была одинаковой. Марганец — единственный металл, содержание которого у мха в городском парке было ниже, чем в загородном.

По нашим определениям и у других видов напочвенных мхов, а также у травянистых и древесных растений концентрация Mn в городе значительно ниже, чем за городом (Парибок и др., 1982, 1983). В то же время концентрация других тяжелых металлов у городских растений повышена. Данные о содержании металлов, в том числе и Mn, у видов мхов из городских парков будут представлены и обсуждены в следующей работе. Здесь же следует отметить, что пониженное содержание Mn у *C. dendroides* в городском парке по сравнению с загородным объясняется тем, что этот металл слабо связывается и удерживается тканями мхов по сравнению с другими тяжелыми металлами — Pb, Cu, Ni, Co и др., обладая среди них самым низким сродством по отношению к катионообменным центрам мхов (Rühling, Tyler, 1970; Nieboer, Richardson, 1980).

Распределение химических элементов по длине побега мхов. Сравнивая содержание элементов у 5 видов мхов (табл. 1 и 2), можно обнаружить сходство между ними в распределении ряда металлов по длине побега. У всех исследованных видов содержание одновалентных легких металлов — K и его химического аналога Rb — наиболее высокое в верхних молодых частях побега и снижается к его основанию, т. е. с возрастом. Такая же закономерность в распределении K обнаружена у некоторых видов лесных мхов (Tamm, 1953; Rühling, Tyler, 1970; Grodzińska, 1978) и болотных сфагновых мхов (Malmer, 1962; Gorham, Tilton, 1978; Pakarinen, 1978a; Максимов, 1982). Данных о содержании Rb во мхах мы не встретили.

Содержание двухвалентных металлов — Be, Ca, Sr и Ba — увеличивается по длине побега сверху вниз (табл. 1 и 2). Данные по Ca соответствуют результатам, полученным для *H. splendens* в Швеции и Польше (Tamm, 1953; Rühling, Tyler, 1970; Grodzińska, 1978) и для сфагновых мхов в Карелии (Максимов, 1982). Распределение Ca у некоторых видов рода *Sphagnum* на омбротрофных болотах южной Швеции и США было иным (Malmer, 1962; Gorham, Tilton, 1978).

Что касается Mg, то его концентрация у *P. commune* и *S. girgensohnii* увеличивалась с возрастом, у *R. triquetrus* и *C. dendroides* не менялась, а у *H. splendens* была несколько выше в самом верхнем ярусе (табл. 1 и 2). То же самое отмечено для *H. splendens* в Швеции (Rühling, Tyler, 1970). Распределение Mg по длине побега у разных видов рода *Sphagnum* на болотах в южной Швеции, США и Карелии было различным (Malmer, 1962; Gorham, Tilton, 1978, Максимов, 1982).

Содержание Y у исследованных мхов незначительно увеличивалось с возрастом, а Sc и Ti существенно возрастало в старых частях побегов (табл. 1 и 2).

Поведение тяжелых металлов — Zr, Sn, Pb, Cr, Fe, Ni и Co — в побегах 5 исследованных видов мхов было одинаковым: их содержание неизменно увеличивалось с возрастом части побега. В распределении других тяжелых металлов — Cu, Zn, Cd и Mn — у видов мхов такого единообразия не было (табл. 1 и 2). Так, содержание Cu у *P. commune* было самым высоким в приросте текущего года и снижалось к основанию побега, у *S. girgensohnii* и *C. dendroides* оно было больше в бурой части, чем в зеленой, а у *H. splendens* и *R. triquetrus* сравнительно мало менялось по длине побега. Концентрация Zn у *P. commune* была высокой в самой верхней молодой части побега; у *S. girgensohnii*, *H. splendens* и *R. triquetrus* она не менялась с возрастом, а у *C. dendroides* была больше в бурой части, чем в зеленой. Содержание Cd было повышенным в приросте текущего года у *P. commune* и в зеленой части *C. dendroides* в городском парке, а у *S. girgensohnii*, наоборот, в нижней бурой части; у *H. splendens*, *R. triquetrus* и у *C. dendroides* в загородном парке оно практически не различалось в обеих этих частях. Содержание Mn у *P. commune* было высоким в приросте текущего года и в самой нижней части побега, у *H. splendens* оно четко увеличивалось с возрастом яруса, у *S. girgensohnii* и *C. dendroides* оно было больше в бурой, чем в зеленой части побега, а у *R. triquetrus* было близким в обеих этих частях.

Различия в распределении этих металлов (Cu, Zn, Cd и Mn) в побегах разных мхов, вероятно, связаны с видовыми особенностями и с характером микроместообитаний. К видовым особенностям можно отнести различия в скорости накопления биомассы верхними зелеными частями или скорости ее разложения в нижних бурых частях, а также различия в поглощении и удержании металлов (из атмосферных выпадений и почвенного раствора), связанные с природой лигандов и комплексообразователей, свойственных виду. Эти особенности мхов на уровне вида еще мало исследованы.

Следует отметить, что в приросте текущего года *P. commune* и в первом, не закончившем свой рост ярусе *H. splendens* содержание золы, K, Rb, Ca, Cu, а также Zn, Cd и Mn у первого из названных видов и Mg у второго было больше, чем в следующей непосредственно за ними части побега или ярусе (табл. 1). То же найдено для Cu и Zn у *P. commune* в южной Финляндии (Pakarinen, Rinne, 1979) и для K, Ca и Mg у *H. splendens* в Швеции (Tamm, 1953; Rühling, Tyler, 1970). Таким образом, названные выше металлы накапливаются в верхушке мхов интенсивнее, чем другие. Можно предположить, что эти металлы поступают в верхушку мхов как из атмосферных выпадений, так и из нижерасположенных частей побега. Следует отметить, что все они, кроме Cd, — необходимые растениям элементы минерального питания, которые могут, хотя и в разной степени, подвергаться ремобилизации в растениях.

В отличие от других исследованных видов *P. commune* выделялся четким акропетальным градиентом в распределении Cu и Zn (табл. 1). То же отмечено у этого вида в южной Финляндии (Pakarinen, Rinne, 1979). Можно предположить, что такое распределение Cu и Zn связано с большой подвижностью этих металлов в побеге мха и реутилизацией их из нижних частей. Установлено (Hébant, 1979), что виды рода *Polytrichum* выделяются среди других *Bryophyta* более развитыми проводящими тканями.

Сравним полученные нами данные о вертикальном распределении тяжелых металлов в побеге мхов с результатами других исследователей. У *P. commune* и *S. girgensohnii* из южной Финляндии (Pakarinen, Rinne, 1979) распределение Cu, Zn, Mn, Fe и Pb в побеге мхов было таким же, как у этих видов по нашим данным. Другие металлы авторы не определяли. У омбротрофных видов рода *Sphagnum* — *S. fuscum*, *S. balticum*, *S. majus* и *S. magellanicum* — на верховых болотах Финляндии и ФРГ (Pakarinen, 1978b; Lötschert, Wandtner, 1982) содержание Fe, Pb, Zn, Cd и Cu увеличивалось по длине побега сверху вниз, как и у *S. girgensohnii* в данном исследовании. Распределение Mn у разных видов было различным.

Базипетальный градиент концентрации ряда тяжелых металлов — Zr, Sn, Pb, Cr, Mn, Fe, Ni и Co, обнаруженный нами у *H. splendens* (табл. 1), отмечен у этого вида для Fe, Mn, Co, Cr и Ni в Швеции (Rühling, Tyler, 1970), для Fe, Cr, Pb и Ni — в Польше (Grodzińska, 1978) и для Fe, Mn и Pb — в южной Финляндии (Pakarinen, Rinne, 1979). Различия между результатами, полученными в разных странах, касаются металлов Cu, Zn, Mn и Pb. Так, в данной работе у *H. splendens* обнаружен базипетальный градиент концентрации Mn и Pb, содержание же Cu и Zn по длине побега сверху вниз не возрастало. У *H. splendens* в Швеции концентрация Zn и Mn увеличивалась с возрастом яруса, тогда как Cu и Pb не менялась (Rühling, Tyler, 1970). У этого же вида из национальных парков Польши содержание Cu и Pb было больше в бурой части мха, чем в зеленой, а Mn и Zn в обеих этих частях не различалось (Grodzińska, 1978). У *H. splendens* из южной Финляндии все 4 металла распределялись по базипетальному градиенту (Pakarinen, Rinne, 1979).

Концентрационный градиент металлов в побеге мха может зависеть от ряда факторов: особенностей климата, свойств почв, влияния промышленных и других источников загрязнения металлами, вымывания металлов из крон деревьев, если мхи растут под пологом, и др. Иными словами, он определяется условиями, влияющими на рост мха и снабжение его металлами из воздушной среды и субстрата. По-видимому, этим и объясняются различия в распределении названных металлов в приведенных выше исследованиях.

Содержание химических элементов у разных видов мхов. Чтобы выявить различия в накоплении химических элементов у исследованных видов, сравним содержание их в зеленой части мхов, собранных в одном и том же лесном местообитании (табл. 3). Среди четырех видов *P. commune* обнаруживает самое низкое содержание легких и тяжелых металлов, кроме K, Rb и Cu (табл. 3). Только содержание одного металла — Cu — у *P. commune* было больше, чем у *S. girgensohnii*. Финские исследователи (Pakarinen, Rinne, 1979) также отметили высокую аккумуляцию Cu и пониженную концентрацию Fe, Mn и Pb у этого вида по сравнению с четырьмя другими видами лесных мхов. Два других вида этого рода — *P. attenuatum* из национальных парков Польши (Grodzińska, 1980) и *P. strictum* на омбротрофных болотах ФРГ (Lötschert, Wandtner, 1982) — также отличались высоким накоплением Cu и пониженной концентрацией других тяжелых металлов по сравнению с лесными листостебельными и сфагновыми мхами.

Низкое содержание элементов у *P. commune* и других видов этого рода, видимо, объясняется слабым поглощением их из субстрата и особенно из атмосферных выпадений, что можно связать с морфологическими особенностями этих мхов: у них узкие, расположенные друг над другом листочки и гладкие стебли, плотно охваченные основаниями листьев.

Виды, приуроченные к влажным микроместообитаниям — *P. commune* и *S. girgensohnii*, по сравнению с видами из более сухих микроместообитаний — *H. splendens* и *R. triquetrus* — отличались более высокой концентрацией K и Rb, но более низкой концентрацией Mg, Ca, Sr, Ti, Zr, Sn, Pb, Cr, Mn и Fe (табл. 3).

Сходная закономерность отмечена для Fe, Mn и Pb у этих же видов из влажных микроместообитаний при сопоставлении их с тремя видами из более сухих микроместообитаний — *H. splendens*, *Pleurozium schreberi* и *Dicranum majus* в лесах южной Финляндии (Pakarinen, Rinne, 1979). Среди сфагновых мхов виды, обитающие в мочажинах, богаче K, но в целом беднее Ca, Fe, Pb, Mn и Cu, чем виды, растущие на кочках (Pakarinen, 1978a, b; Aulio, 1980).

Можно предположить, что более высокое содержание ряда металлов в единице сухого вещества у видов из более сухих микроместообитаний связано с тем, что скорость их роста меньше, чем у видов из более влажных микроместообитаний (Pakarinen, Rinne, 1979). Это справедливо при условии, что интенсивность поглощения и удерживание металлов у сравниваемых видов по крайней мере одинаковы. В действительности дело обстоит иначе. Так, виды рода *Sphagnum* секции *Acutifolia*, приуроченные к более сухим местообитаниям, отличаются большей катионообменной способностью на единицу веса по сравнению с видами секции *Cuspidata* из более влажных местообитаний (Puustijärvi, 1955; Clymo, 1963). По-видимому, большему накоплению металлов в зеленых частях мхов из сухих микроместообитаний способствует более интенсивный транспирационный поток, увлекающий соединения металлов, которые высвобождаются из нижних отмирающих частей мха (Brehm, 1971).

На поведении трех металлов следует остановиться особо. Повышенное содержание Ti, Zr и Fe у мхов из сухих микроместообитаний может быть связано с загрязнением почвенными частицами, так как концентрация этих металлов в почвах обычно много больше, чем в растениях (Mitchell, 1960; Shacklette, 1965). По визуальной оценке загрязнение мхов увеличивалось в ряду: *P. commune* > *S. girgensohnii* > *H. splendens* > *R. triquetrus*. В этом же ряду возрастает содержание Ti, Zr и Fe (табл. 3). Для оценки загрязнения почвенными частицами лишайников и мхов использовали величину отношения Fe : Ti в растительной пробе, сравнивая ее с таковой для субстрата (Nieboer e. a., 1978). Величина Fe : Ti для зеленой части мхов составляла: у *P. commune* — 28.4, *S. girgensohnii* — 10.8, *H. splendens* — 9.6, *R. triquetrus* — 8.1; для верхнего горизонта почвы (всего два образца) — 6.4. Эти данные указывают на то, что у видов из сухих микроместообитаний по сравнению с видами из влажных микроместообитаний бóльшая доля Fe и особенно Ti может быть обусловлена загрязнением почвенными частицами.

Наконец, и это, возможно, главное, различия в содержании металлов у изученных видов могут быть связаны с присущими виду морфологическими и биохимическими особенностями, обеспечивающими поглощение и удерживание металлов. Исследование видов сфагновых мхов в природе и в лабораторных опытах выявило определяющее значение видовых особенностей в накоплении металлов этими мхами (Aulio, 1982).

Сравним теперь полученные данные о концентрации тяжелых металлов у мхов с литературными. Содержание Cu, Zn, Fe и Mn у *P. commune* и *S. girgensohnii* в данном исследовании и у этих же видов в лесах и на болотах южной Финляндии (Pakarinen, Rinne, 1979; Aulio, 1980) оказалось близким. Концентрация Cu, Zn, Cr, Mn, Fe, Ni и Co, обнаруженная нами у *H. splendens*, в целом примерно такая же, как у этого вида в некоторых районах Скандинавии (Rühling, Tyler, 1971, 1972, цит. по: Pakarinen, Tolonen, 1976b; Rühling, Tyler, 1973) и в чистых национальных парках Польши (Grodzińska, 1980). В то же время коцентрация Pb у исследованных нами видов ниже, чем у мхов в приведенных работах. Это, видимо, объясняется менее развитым автомобильным движением и меньшим промышленным влиянием в районе нашего исследования, чем в районах исследований в европейских странах.

Заключение

Итак, по распределению в побеге мхов с возрастом изученные металлы можно разбить на три группы:

1) одновалентные металлы K и Rb, концентрация которых в побеге мхов характеризовалась акропетальным градиентом;

2) двухвалентные металлы Mg, Cu, Zn, Cd и Mn, концентрация которых по длине побега менялась по-разному у разных видов и в целом с возрастом подвергалась меньшим изменениям, чем металлов 1 и 3 групп;

3) двух- и поливалентные металлы: Be, Ca, Sr, Ba, Sc, Ti, Zr, Sn, Pb, Cr, Fe, Ni и Co, концентрация которых в побеге мхов характеризовалась базипетальным градиентом.

По-видимому, характер распределения одно-, двух- и поливалентных элементов в побеге мхов отражает в известной мере их сродство и прочность их связей с различными лигандами и комплексообразователями мхов. Ионы двух- и поливалентных металлов в сравнении с одновалентными обладают бóльшим сродством по отношению к катионообменным центрам мхов. В целом металлы с бóльшим атомным весом вытесняют более легкие (Clymo, 1963; Rühling, Tyler, 1970; Nieboer e. a., 1978; Nieboer, Richardson, 1980). Акропетальный градиент концентрации K (и Rb) в побеге мхов объясняется большой подвижностью этого элемента; он находится в тканях преимущественно в растворимой форме, по-видимому, реутилизируется из старых частей, передвигаясь к верхушке побега, и не будучи прочно связанным в клетках может вымываться из мертвых тканей (Brehm, 1968; Brown, Buck, 1978, 1979; Damman, 1978; Bates, 1979). Распределение Ca в побеге мхов согласуется с данными о меньшей подвижности Ca, чем K, и о нахождении Ca в тканях мхов преимущественно в связанной форме в клеточных стенках (Brehm, 1968; Brown, Buck, 1978, 1979). По своему поведению в побеге мхов Mg занимает промежуточное положение между K и Ca, что соответствует данным о формах его нахождения у мхов (Brehm, 1968; Brown, Buck, 1978, 1979).

Базипетальный градиент концентрации двух- и поливалентных металлов в побеге может объясняться различными причинами: 1) продолжающимся с возрастом пассивным связыванием металлов катионообменными центрами мхов; 2) потерями органического вещества старыми и мертвыми тканями, что приводит к эффекту ложного концентрирования; 3) загрязнением базальных частей побега почвенными частицами, что может завышать градиент концентрации для элементов, содержание которых в почве много больше, чем во мхах, — Ti, Fe, Zr (см. выше).

Следует отметить, что данные о содержании элемента в единице веществ (его концентрация) не позволяют однозначно судить об изменениях в накоплении элемента с возрастом. Для этого нужно знать содержание элемента при расчете на разновозрастные части побега или годичные ярусы. Такие данные будут представлены в следующей работе. По предварительным результатам содержание K и Rb в годичных ярусах *H. splendens* с возрастом убывает, а некоторых двух- и поливалентных металлов продолжает увеличиваться, что свидетельствует о нарастающей во времени аккумуляции их в тканях.

Полученные данные позволяют сделать замечание к методике отбора проб напочвенных мхов для целей индикации загрязнения среды металлами. Значительные изменения концентрации некоторых элементов по длине побега заставляют учитывать различия в росте мхов при отборе проб для анализа в разных местообитаниях. В самом деле с увеличением доли молодых тканей в пробе снизится концентрация многих тяжелых металлов; примесь бурой части мха, наоборот, приведет к завышению данных. Загрязнение проб почвенными частицами может исказить результаты анализа для таких элементов, как Ti, Fe, Zr. Точность биоиндикации с помощью напочвенных листостебельных мхов можно повысить, сравнивая одновозрастные части побегов мхов, собранных по возможности в сопоставимых условиях произрастания. У *H. splendens* целесообразно использовать верхний из вполне сформировавшихся ярусов.

Результаты проведенного исследования указывают на то, что поведение элемента в побеге мхов определяется его химической природой, с одной стороны, и структурными и функциональными особенностями вида, с другой. Эти видовые особенности мхов еще мало изучены и нуждаются в дальнейших исследованиях.

ЛИТЕРАТУРА

Берзиня А. Я. Загрязнение металлами растений в придорожных зонах автомагистралей. — В кн.: Загрязнение природной среды выбросами автотранспорта. Рига: Зинатне, 1980, с. 28—45. — *Максимов А. И.* Фитоценотическое значение и экология некоторых сфагновых мхов Карелии. — В кн.: Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот. Петрозаводск, 1982, с. 187—195. — *Парибок Т. А., Леина Г. Д., Сазыкина Н. А.* и др. Накопление свинца в городских растениях. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 11, с. 1646—1654. — *Парибок Т. А., Леина Г. Д., Сазыкина Н. А., Тэмп Г. А.* Накопление металлов в травянистых и древесных растениях и в почвах в условиях города. — В кн.: Растения в экстремальных условиях минерального питания. Л.: Наука, 1983, с. 100—116. — *Парибок Т. А., Сазыкина Н. А., Тэмп Г. А. и др.* Содержание металлов в листьях деревьев в городе. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 11, с. 1533—1539. — *Aulio K.* Nutrient accumulation in *Sphagnum* mosses. I. A multivariate summarization of the mineral element composition of 13 species from ombrotrophic raised bog. — An. Bot. Fen., 1980, vol. 17, N 3, p. 307—314. — *Aulio K.* Nutrient accumulation in *Sphagnum* mosses. II. Intra- and interspecific variation in four species from ombrotrophic and minerotrophic habitats. — An. Bot. Fen., 1982, vol. 19, N 2, p. 93—101. — *Bates J. W.* The relationship between physiological vitality and age in shoot segments of *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. — J. Bryology, 1979, vol. 10, N 3, p. 339—351. — *Brehm K.* Die Bedeutung des

Kationeaustausches für den Kationengehalt lebender Sphagnen. — Planta, 1968, Bd 79, Hf 3, S. 324—345. — *Brehm K.* Ein *Sphagnum*-Bult als Beispiel einer natürlichen Jonenaustauschersäule. — Beitr. Biol. Pflanzen, 1971, Bd 47, Hf 2, S. 287—312. — *Brown D. H., Buck G. W.* Distribution of potassium, calcium and magnesium in the gametophyte and sporophyte generations of *Funaria hygrometica* Hedw. — Ann. Bot., 1978, vol. 42, N 180, p. 923—929. — *Brown D. H., Buck G. W.* Dessication effects and cation distribution in bryophytes. — New Phytol., 1979, vol. 82, N 1, p. 115—125. — *Clymo R. S.* Ion exchange in *Sphagnum* and its relation to bog ecology. — Ann. Bot., 1963, vol. 27, N 106, p. 309—324. — *Damman A. W. H.* Distribution and movement of elements in ombrotrophic peat bogs. — Oikos, 1978, vol. 30, N 4, p. 480—495. — *Folkeson L.* Heavy-metal accumulation in the moss *Pleurozium schreberi* in the surroundings of two peat-fired power plants in Finland. — An. Bot. Fen., 1981, vol. 18, N 3, p. 245—253. — *Gorham E., Tilton D. L.* The mineral content of *Sphagnum fuscum* as affected by human settlement. —Can. J. Bot., 1978, vol. 56, N 21, p. 2755—2759. —*Grodzińska K.* Mosses as bioindicators of heavy metal pollution in Polish national parks. — Water, Air and Soil Pollut., 1978, vol. 9, N 1, p. 83—97. — *Grodzińska K.* Heavy metal pollution of Polish national parks. — Ochrona przyrody, 1980, roczn. 43, S. 9—27. — *Hébant C. J.* Conducting tissues in Bryophyte systematics. — In: *Clarke G. C. S., Duckett J. G.* (ed.). Bryophyte systematics. London; N. Y. Acad. Press, 1979, p. 365—383. — *LeBlanc F., Robitaille G., Rao D. N.* Biological response of lichens and bryophites to environmental pollution in the Murdochville copper mine area, Quebec. — J. Hattori Bot. Lab., 1974, N 38, p. 405—433. —*Lötschert W., Wandtner R.* Schwermetallakkumulation im *Sphagnum magellanicum* aus Hochmooren der Bundesrepublik Deutschland. — Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1982, Bd 95, N 2, S. 341—351. — *Malmer N.* Studies on mire vegetation in the Archaean area of southwestern Götaland (South Sweden). II Distribution and seasonal variation in elementary constituents on some mire sites. — Opera Botanica, 1962, vol. 7, N 2, p. 1—67. —*Mitchell R. L.* Contamination problems in soil and plant analysis. — J. Sci. Food and Agr., 1960, vol. 11, N 10, p. 553—560. — *Nieboer E., Richardson D. H. S.* The replacement of the nondescript term «heavy metals» by a biologically and chemically significant classification of metal ions. — Environ. Pollut., 1980, ser. B, vol. 1, p. 3—26. — *Nieboer E., Richardson D. H. S., Tomassini F. D.* Mineral uptake and release by lichens: an overview. — Bryologist, 1978, vol. 81, N 2, p. 226—246. — *Pakarinen P.* Production and nutrient ecology of three *Sphagnum* species in southern Finnish raised bogs. — An. Bot. Fen., 1978a, vol. 15, N 1, p. 15—26. — *Pakarinen P.* Distribution of heavy metals in the *Sphagnum* layer of bog hummocks and hollows. — An. Bot. Fen., 1978b, vol. 15, N 4, p. 287—292. — *Pakarinen P.* Metal content of ombrotrophic *Sphagnum* mosses in NW Europe. — An. Bot. Fen., 1981, vol. 18, N 4, p. 281—292. — *Pakarinen P., Rinne R. J. K.* Growth rates and heavy metal concentrations of five moss species in paludified spruce forests. —Lindbergia, 1979, vol. 5, N 2, p. 77—83. — *Pakarinen P., Tolonen K.* Regional survey of heavy metals in peat mosses (*Sphagnum*). — Ambio, 1976a, vol. 5, N 1, p. 38—40. — *Pakarinen P., Tolonen K.* Studies of the heavy metal content of ombrotrophic *Sphagnum* species. — In: Proc. 5-th Int. Peat Congress, Poznan, Poland, 1976b, vol. 2, p. 264—275. — *Puustijärvi V.* On the colloidal nature of peat forming mosses. — Arch. Soc. Zool. Bot Fen. «Vanamo», 1955, Suppl. 9, p. 257—272. — *Rühling A., Tyler G.* An ecological approach to the lead problem. — Bot. Not., 1968, vol. 121, N 3, p. 321—342. — *Rühling A., Tyler G.* Ecology of heavy metals — a regional and historical study. — Bot. Not., 1969, vol. 122, N 2, p. 248—259. — *Rühling A., Tyler G.* Sorption and retention of heavy metals in woodland moss *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br. et Sch. — Oikos, 1970, vol. 21, N 1, p. 92—97. — *Rühling A., Tyler G.* Regional differences in the deposition of heavy metals over Scandinavia. — J. Appl. Ecol., 1971, vol. 8, N 4, p. 497—507. — *Rühling A., Tyler G.* Heavy metal deposition in Scandinavia. — Water, Air and Soil Pollut., 1973, vol. 2, N 4, p. 445—455. — *Shacklette H. T.* Element content of Bryophytes. — Geol. Survey Bul., 1965, № 1198-D, p. 1—21. — *Tamm C. O.* Growth, yield and nutrition in carpets of a forest moss (*Hylocomius splendens*). — Med. Stat. Skogsforskningsinstitut (Stockholm), 1953, Bd 43, N 1, S. 1—140.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Поступило 13 II 1984.

УДК 581.43 : 582.475 : 631.811.1

М. А. Абражко

О ВЛИЯНИИ АЗОТНЫХ УДОБРЕНИЙ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ФРАКЦИОННЫЙ СОСТАВ КОРНЕЙ *PICEA ABIES* (*PINACEAE*)

M. A. ABRAZHKO. THE EFFECT OF NITROGEN FERTILIZERS ON SPATIAL DISTRIBUTION AND FRACTIONAL COMPOSITION OF *PICEA ABIES* (*PINACEAE*) ROOTS

Жизнедеятельность корней ели в коренных сообществах ельников сфагново-черничных контролируется комплексом факторов: важнейшими из них являются режим аэрации и азотное питание почвы. Неоднократное внесение азотных удобрений приводит к сокращению массы тонких корней, увеличению концентрации азота в корнях и хвое ели.

Факторы почвенной среды оказывают наиболее существенное воздействие на видовой состав, структуру и продуктивность сообществ еловых лесов таежной зоны (Сукачев, 1931; Веретенников, 1968; Орлов и др., 1974, и др.). Эти факторы влияют на сообщества ели главным образом через изменение строения, жизненного состояния и функций физиологически активной части корневых систем — сосущих и ростовых окончаний. Оценка этих влияний чаще всего строится на анализе реакций надземных органов, в основном на учете прироста древесины, динамики роста верхушечного побега и др.

Реакция тонких фракций корней ели на факторы среды на основе широкого использования экспериментального метода остается практически неизученной. Из поля зрения выпадает наиболее существенная часть этих реакций — именно изменения в физиологически активной части корневых систем, через которые и осуществляется весь важнейший цикл перестройки структуры и продукционного процесса лесных сообществ.

Мы предприняли попытку проследить реакцию тонких корней ели *Picea abies* (L.) Karst. на изменения азотного режима в условиях недостаточной аэрации почвы в низкопродуктивных сообществах ельника сфагново-черничного Piceetum sphagnoso-myrtillosum.

Настоящая работа выполнена на Южно-таежном стационаре БИН АН СССР в Центрально-лесном государственном заповеднике и является одним из разделов программы комплексных исследований. Природные условия и структура лесов этого заповедника описаны в книге «Факторы регуляции экосистем еловых лесов» (1983). Отметим лишь, что леса формируются в условиях умеренно континентального климата. Среднегодовое количество осадков здесь составляет 640 мм, а среднегодовая температура воздуха +3.4°.

Древостой на экспериментальном участке имеет состав $9Е_{110}$ $1Б_{80}$, средняя высота деревьев — 19.3 м, средний диаметр — 17.8 см. Древостой относится к IV классу бонитета, запас древесины составляет 261 $м^3$/га. Подлесок отсутствует. В составе кустарничкового яруса доминирует черника *Vaccinium myrtillus* L. Ярус мхов в сообществах этого типа хорошо развит и представлен в основном сфагновыми мхами (*Sphagnum girgensohnii* Russ. и *Sphagnum magellanicum* Brid.). Почва классифицируется как торфяно-подзолистая глеевая. Участок размещается в понижении мезорельефа с замедленным оттоком почвенно-грунтовых вод.

Мощность корнеобитаемой толщи почвы, рост и жизнедеятельность корней деревьев ели находятся под воздействием постоянно изменяющихся неблагоприятных условий подтопления водами с низкой концентрацией кислорода, что усугубляется дефицитом усвояемых форм азота и некоторых зольных элементов.

Опыты проводили ежегодно с 1972 по 1981 гг. Азотные удобрения в виде аммиачной селитры вносили поверхностно дважды за сезон (май, июль). Норма внесения удобрений — 200 кг действующего начала на 1 га за вегетационный период. В последние два года азотные удобрения были внесены однократно, по 100 кг действующего начала на 1 га.

Систематические наблюдения за реакцией сосущих и ростовых окончаний ели вели на контрольной и удобренной азотом площадках.

Основная масса корней ели в изученных сообществах сосредоточена в слое 0—17 см (Абражко, 1973), поэтому вес фракций корней определяли в толще почвы 0—20 см методом монолитов (Орлов, 1967). Площадь одного монолита — 19.6 см^2, число их составило 25 при равномерном распределении в пределах каждого участка. Точность определения выделенных фракций корней была не ниже ±10 %.

Исследования включали в себя следующие элементы работ. Во-первых, были проведены количественные учеты запасов тонких фракций корней ели и проанализирован их фракционный состав. Во-вторых, систематически наблюдали за состоянием и ростом сосущих и ростовых корней. Отмечали наличие активных и опробковевших окончаний. Для этой цели не менее десяти корневых мочек[1] просматривали под бинокуляром МБС-1 при 16-кратном увеличении. Измеряли поверхность корней по формуле $S=\pi dl$. Определяли процент активных корней от общей поверхности. В сезонной динамике получены данные по активной поверхности сосущих корней за 1976—1978 гг. Во фракцию активных корней выделены концевые части корней с живой первичной корой. В эту фракцию вошли все светлые и светло-бурые корни. Содержание азота определяли по методу Кьельдаля (Аринушкина, 1961).

Следует отметить, что из-за большой трудоемкости работ провести детальные ежегодные наблюдения за изменением количественных характеристик корней, к сожалению, не удалось. В связи со значительным варьированием числа корней в монолитах для получения необходимой точности определений запаса корешков данные за 1974—1975 гг. были объединены.

Некоторое представление о погодичной изменчивости состояния и массы тонких корней ели дает табл. 1. На контрольном участке наблюдали четко выраженную тенденцию к повышению массы корней диаметром тоньше 0.6 мм в годы повышенного атмосферного увлажнения (1976—1977) по сравнению с 1974—1975 гг. В такие годы происходит значительная перестройка в распределении тонких фракций корней ели. Из-за недостаточной аэрации нижних горизонтов почвы снижается масса сосущих и активных корней в слое 10—20 см, но значительно возрастает масса тонких корней ели в верхнем 10-сантиметровом слое почвы.

Увеличение массы тонких фракций корней ели с ухудшением почвенно-грунтовых условий, видимо, следует рассматривать как одну из важнейших адаптивных реакций популяции ели, направленную на поддержание необходимого уровня обеспечения деревьев важнейшими элементами почвенного питания.

Повышение уровня азотного питания путем внесения азотных удобрений приводит к существенной перестройке всасывающего корневого аппарата деревьев. Масса сосущих корней ели в 1974—1975 гг. увеличилась при внесении в почву азотных удобрений в 1.7, а активных — в 1.5 раза по сравнению с контролем. Однако такое увеличение числа тонких корней ели в условиях избыточного увлажнения было первым этапом перестройки корневых систем при улучшении азотного режима почвы. Дальнейшая стабилизация повышенного уровня обеспеченности азотом путем ежегодного внесения удобрений в почву привела к сокращению количества тонких корней. Так, в 1977 г. запас корней диаметром тоньше 0.6 мм уменьшился в 1.5, а сосущих — почти в 1.7 раза по сравнению с 1974—1975 гг. (достоверность различий t=3.7 и 4.5). На контрольном же участке наблюдали явно противоположную тенденцию. Масса корней диаметром тоньше 0.6 мм на удобренном участке по сравнению с контролем в 1977 г. уменьшилась незначительно, однако количество сосущих корней сократилось в 1.5 раза (достоверность различий t=3.3). Менее значительны различия по запасу фракций активных окончаний.

Однако, анализируя состояние активных корней в сезонной и погодичной динамике, можно сказать, что их процент выше в варианте с внесением азотных удобрений (см. рисунок). Исключение составляет середина мая, когда процент

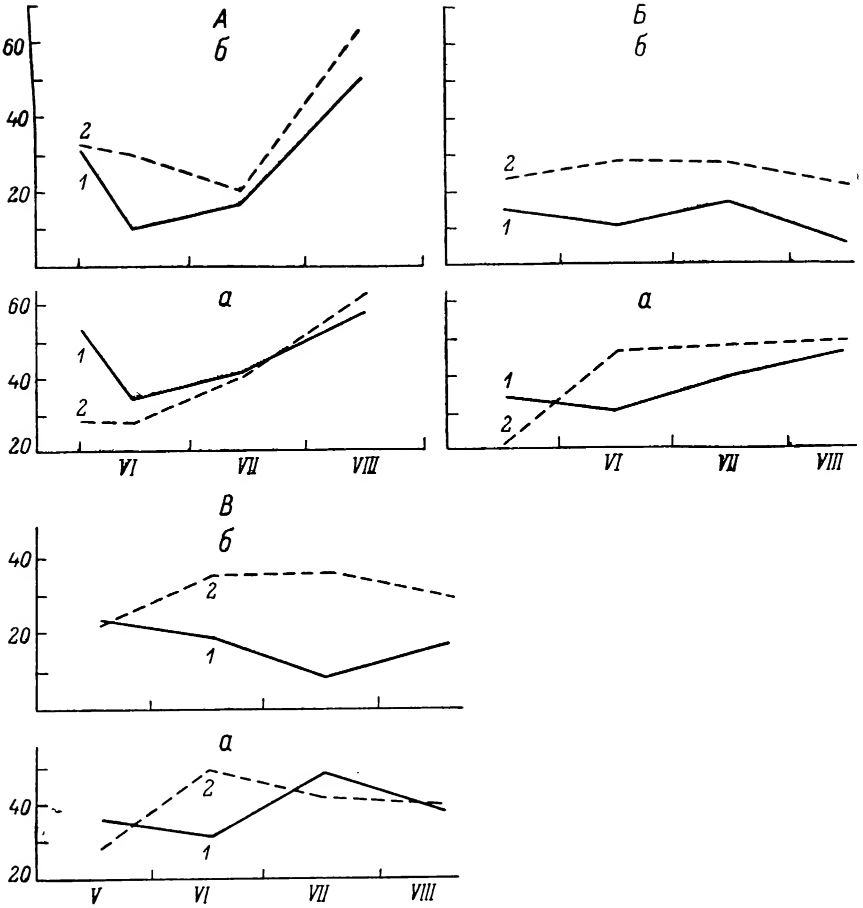
---

[1] Морфологически корневые мочки представляют собой разветвления корешков последних порядков, которыми заканчиваются корни, сюда включены как сосущие, так и ростовые корешки. Эти окончания наиболее активны и выполняют функции поглощения, выделения и проведения веществ.

ТАБЛИЦА 1

Распределение тонких корней ели в почве (абс. сух. вес, кг/га)

Вариант опыта	Год	Глубина, см	Корни диаметром тоньше 0.6 мм	Сосущие корни		Активные корни			
				кг/га	процент от веса корней диаметром тоньше 0.6 мм	кг/га	процент от веса сосущих корней	процент от веса корней диаметром тоньше 0.6 мм	поверхность, м^2/га
С внесением азотных удобрений	1974—1975	0—10	1520 ±122	535 ±47	35.2	172 ±16	32.1	11.3	9116
		10—20	604 ±55	199 ±18	32.9	53 ±6	26.6	8.8	2332
		0—20	2124 ±178	734 ±63	34.6	225 ±21	30.6	10.6	11448
	1976	0—10	1453 ±109	416 ±39	28.6	106 ±14	25.5	7.3	6663
		10—20	562 ±46	93 ±9	16.5	42 ±6	45.2	7.5	1855
		0—20	2015 ±147	509 ±45	25.3	148 ±17	29.0	7.4	8518
	1977	0—10	1005 ±61	344 ±28	34.2	78 ±9	22.7	7.7	4633
		10—20	370 ±24	104 ±9	28.1	33 ±4	31.7	8.9	1480
		0—20	1375 ±92	444 ±39	32.2	111 ±14	25.0	8.1	6113
Контроль	1974—1975	0—10	885 ±64	302 ±27	34.1	113 ±10	38.4	12.8	6215
		10—20	433 ±37	123 ±11	28.4	39 ±4	31.7	9.0	1716
		0—20	1318 ±103	425 ±39	32.2	152 ±13	35.7	11.5	7931
	1976	0—10	1615 ±130	553 ±47	34.2	107 ±13	19.3	6.6	5812
		10—20	519 ±41	67 ±7	12.9	16 ±2	23.9	3.1	711
		0—20	2134 ±163	620 ±50	29.0	123 ±13	19.9	5.8	6523
	1977	0—10	1286 ±62	588 ±42	45.7	140 ±15	23.8	10.9	7851
		10—20	263 ±14	63 ±5	24.0	12 ±2	19.0	4.6	542
		0—20	1549 ±83	651 ±49	42.0	152 ±17	23.3	9.8	8393



Сезонная динамика процента активных корней ели от общей поверхности.

Год исследования: *А* — 1976, *Б* — 1977, *В* — 1978. *а* — в слое 0—10 см, *б* — в слое 10—20 см; *1* — контроль, *2* — с внесением азотных удобрений. *По оси абсцисс* — месяцы, *по оси ординат* — процент от общей поверхности сосущих корней.

активных корней в опытном варианте ниже в верхнем слое, чем в контроле. Низкий процент активных корней — последствие внесения азотных удобрений. После каждого внесения наблюдали побурение и отмирание активных корней в слое 0—10 см. Так, например, особенно сильное повреждение корней наблюдали в мае 1975 г., а полная их регенерация наступила лишь через месяц. Это в значительной степени снижает эффективность использования азота корнями. Несмотря на значительное побурение и отмирание корней ели после внесения азотных удобрений, процент активных корней ели в опыте выше по сравнению с контролем за счет сильной регенерационной способности корневых окончаний. Увеличение всасывающего аппарата идет путем формирования новых сосущих корней на молодых или старых проводящих корнях.

О низком уровне азотного питания изученных сообществ и недостаточном снабжении их азотом свидетельствуют данные табл. 2. У деревьев контрольного варианта средняя концентрация азота в хвое не превышала 1%, что характерно для древостоев низкой производительности (Wehrmann, 1963; Орлов, Кошельков, 1971; Казимиров, Морозова, 1973, и др.). С внесением азотных удобрений содержание азота в хвое и корнях возрастает. В отдельные годы его концентрация в хвое текущего года свидетельствует об уровне азотного питания, близком к оптимальному значению (Ingestad, 1963; Wehrmann, 1963).

Содержание азота в корнях по фракциям существенно различается. Концентрация этого элемента в корнях диаметром тоньше 0.6 мм в 2 раза выше, чем в корнях фракции 1.0—5.0 мм. Более высокое содержание азота в корнях диаметром тоньше 0.6 мм объясняется тем, что в эту фракцию вошли все физиоло-

ТАБЛИЦА 2

Содержание азота в хвое и корнях (процент на абс. сух. вес)

Вариант опыта	Исследуемый материал	Год			
		1975	1976	1977	1978
С внесением азотных удобрений	Хвоя 1 года	2.38	1.37	0.72	1.70
	2 года	1.40	1.85	0.92	—
	Корни * < 0.6 мм	1.42	—	1.38	1.56
	0.6—1.0	—	—	0.52	0.91
	1.0—5.0	—	—	0.75	0.79
	5.0—10.0	—	—	0.54	0.37
Контроль	Хвоя 1 года	0.98	0.74	0.49	0.71
	2 года	0.96	1.41	0.69	—
	Корни < 0.6 мм	1.31	0.91	0.88	0.88
	0.6—1.0	—	0.73	0.68	0.61
	1.0—5.0	—	—	0.47	0.59
	5.0—10.0	—	—	0.28	0.14

* Корни из слоя 0—10 см.

гически активные корни. Ясно, что обеспечение азотом этих корней осуществляется более интенсивно, чем проводящих частей корневых систем.

Таким образом, жизнедеятельность корней деревьев в низкопродуктивных системах ельника сфагново-черничного контролируется как режимом подтопления и аэрации почв, так и дефицитом усвояемых форм азота.

Корневая система ели активно реагирует на внесение азотных удобрений. В первые годы после внесения азотных удобрений отмечено резкое увеличение массы тонких корней ели. Дальнейшая стабилизация повышенного уровня обеспеченности азотом путем ежегодного внесения удобрений в почву привела к сокращению числа тонких корней и увеличению доли активных корней по сравнению с контролем. Увеличение содержания доступных форм азота в почве сопровождается повышением его концентрации в физиологически активных корневых окончаниях и в ассимиляционном аппарате крон деревьев.

ЛИТЕРАТУРА

Абражко М. А. Закономерности распределения и фракционный состав биомассы подземных частей. — В кн.: Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973, с. 109—117. — *Аринушкина Е. В.* Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1961. 491 с. — *Веретенников А. В.* Физиологические основы устойчивости древесных растений к временному избытку влаги в почве. М.: Наука, 1968. 216 с. — *Казимиров Н. И., Морозова Р. М.* Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л.: Наука, 1973. 175 с. — *Орлов А. Я.* Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможность учета годичного прироста органической массы в толще лесной почвы. — Лесоведение, 1967, № 1, с. 64—70. — *Орлов А. Я., Кошельков С. П.* Почвенная экология сосны. М.: Наука, 1971. 324 с. — *Орлов А. Я., Кошельков С. П., Осипов В. В., Соколов А. А.* Типы лесных биогеоценозов южной тайги. М.: Наука, 1974. 231 с. — *Сукачев В. Н.* Руководство к исследованию типов леса. М.; Л.: Сельхозгиз, 1931. 328 с. — *Факторы* регуляции экосистем еловых лесов / Под ред. В. Г. Карпова. Л.: Наука, 1983. 317 с. — *Ingestad T.* Macroelement nutrition of pine, spruce and birch seedlings in nutrient solutions. — Medd. Statens skogsforskningsinst., 1963, vol. 51, N 7, p. 1—150. — *Wehrmann J.* Möglichkeiten und Grenzen der Blattanalyse in der Forstwirtschaft. — Landwirtschaft Forsch., 1963, Bd 16, N 2, S. 130—145.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Поступило 6 IV 1984.

УДК 31 : 581.524.4

В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова

СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КВАНТОВАННОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

IPATOV V. S., KIRIKOVA L. A. STATISTICAL ANALYSIS OF THE QUANTUM CHARACTER OF THE VEGETATIONAL COVER

Рассматривая непрерывность и дискретность как свойства, присущие растительному покрову и проявляющиеся одновременно, авторы предлагают методику выделения участков (квантов), достоверно различающихся по заданным признакам: уровню, степени варьирования, наличию или отсутствию тренда. Использован дисперсионный анализ. Объектом исследования явился напочвенный покров зеленомошно-лишайниковых сосняков северо-запада РСФСР.

Обсуждению методики авторы считают необходимым кратко предпослать определение некоторых теоретических позиций, касающихся вопроса организации растительного покрова. В современной геоботанике существуют представления о пространственной структуре растительности, в основе которых лежит концепция континуума. Согласно им, возможно лишь условное выявление контуров, дискретность же допускается в строго определенных обстоятельствах. Континуум и дискретность рассматриваются как явления, дополняющие друг друга: там, где сильнее выражен континуум, меньше дискретность, и наоборот. Мы также считаем континуум коренным свойством растительного покрова, и в качестве коренного свойства он должен быть выражен повсюду. Бесчисленные геоботанические материалы, представляющие собой описания рядов примыкающих друг к другу пробных площадей любых размеров, свидетельствуют о том, что как бы ни проводилась граница, по обе стороны ее всегда присутствует какое-либо число одних и тех же видов. Это можно объяснить тем, что перепады в среде соседних точек и экологические амплитуды видов находятся в таком соотношении, что первые не выходят за пределы вторых. Даже в тех редких случаях, когда абиотическая среда меняется исключительно резко (в том числе и на границе двух сред), воздействие самих растений на среду размывает эту границу. Иными словами, между соседними точками растительного покрова всегда наблюдается хотя бы минимальное сходство. Мы определяем континуум как свойство растительности, присущее любому участку растительного покрова и выражающееся в том, что примыкающие друг к другу участки независимо от размеров и способа определения их границы всегда имеют общие признаки. Этим обеспечивается непрерывность растительного покрова.

Вместе с тем в соответствии с закономерностями пространственного варьирования среды (а она может быть на известном протяжении либо относительно однородной, имея ненаправленное варьирование, причем степень его на соседних участках может быть разной, либо меняется постепенно, имея тренд; изменение может быть и резким; возможен также тренд варьирования, его увеличение или затухание и т. д.) растительный покров должен различаться закономерностями изменения признаков по территории, что порождает его квантованность. Квантованность мы считаем столь же коренным свойством, как и континуум.

Простые модели пространственного распределения значений признаков могут быть следующие. Два участка (кванта) различаются: 1) уровнем признаков, 2) трендом уровня, 3) уровнем варьирования, 4) трендом уровня варьирования, 5) любой комбинацией этих закономерностей. Контуры, в пределах которых признаки случайно колеблются около средней, названы В. И. Василевичем (1967) гомогенными, а с трендом уровня — клинальными. Использование указанных нами моделей приводит к большому числу типов контуров по характеру варьирования признаков. Мы также различаем гомогенные (без тренда уровня) и клинальные контуры, характеризующиеся трендом уровня признаков. Среди них возможны варианты: 1) гомогенные диффузные контуры с низким варьированием, 2) гомогенные пестротные (с высоким уровнем варьирования) без тренда варьирования, 3) гомогенные пестротные с трендом варьирования, 4) клинальные с низким уровнем варьирования и без его тренда, 5) клинальные с высоким уровнем варьирования и без его тренда, 6) клинальные с высоким уровнем варьирования и его трендом.

В настоящей работе авторы предлагают методику выделения в растительном покрове участков (квантов), достоверно различающихся заданными признаками. Объектом, на котором разрабатывалась и была опробована методика, служил напочвенный покров сухих сосняков северо-запада РСФСР. Кроме того, были использованы опубликованные материалы других авторов. Сравнительная простота сложения выбранных объектов позволила оценить полученные результаты.

Решение задачи проводится в 2 этапа: определение места подозреваемой границы между квантами и сравнение двух соседних квантов по указанным ранее признакам. Строго говоря, можно было бы перебрать все возможности, разбивая трансекты последовательно на участки разного размера, каждый раз проверяя различия соседних квантов. Оптимальным разбиением можно считать то, при котором выявляется наибольшее число статистически достоверных различающихся квантов. Но такой способ крайне трудоемок даже при современной вычислительной технике. Возможно предварительное расчленение трансекта по зонам высокого и низкого обилия видов, как это делает Василевич (1975), с последующей проверкой различия выделенных участков на квантованность. Но в некоторых случаях, например при соседстве двух клинальных квантов и тем более отличающихся уровнем варьирования, нащупать границу между ними не удается.

По предлагаемой методике поиск границ объективно, обеспечивая воспроизводимость результатов, проводится с использованием расстояния между площадками в гиперпространстве. В качестве основного рассчитывается расстояние между исходной и последующими площадками — $R_{1.i}$. При этом мы исходили из того, что при изменении закономерности распределения по трансекте исходных признаков (обилия видов) меняется и характер распределения $R_{1.i}$. Так, если рядом друг с другом находятся 2 гомогенных кванта, то наблюдаются 2 примыкающих ряда $R_{1.i}$ с низкими и высокими значениями (пример различия уровнем признака). Если соседствующие контуры различаются уровнем варьирования исходных признаков, то образуется 2 зоны $R_{1.i}$: одна с малыми и вторая с большими и малыми значениями. Таким образом, появление в ряду хотя бы одного значения $R_{1.i}$, существенно отличающегося от предыдущих, может свидетельствовать о переходе одного кванта в другой. Достоверность скачка $R_{1.i}$ проверяется статистически. Относятся ли отскакивающие значения $R_{1.i+k}$ к совокупности предыдущих, проверяется с помощью нормированного отклонения

$$t=\frac{\bar{R}_{1.\,i}-R_{1.\,i+k}}{S_{R_{1.\,i}}},$$

где $\bar{R}_{1.i}$ — среднее значение ряда, $S_{R_{1.i}}$— среднее квадратическое отклонение этого ряда, $R_{1.i+k}$ — проверяемое значение.

Иногда на границе с клинальным квантом первое подозреваемое значение оказывается недостоверным, тогда следует проверять следующее. После обнаружения скачка строится новый ряд, где исходной берется площадка, на которой обнаружен скачок. В случае визуально выраженного тренда начало нового ряда совмещается с началом тренда. Такой сдвиг не противоречит теории, так как в силу континуума (в том виде, как это свойство растительного покрова определено ранее) фиксированных границ между квантами не существует, а имеется зона перехода одного кванта в другой.

При соседстве двух клинальных квантов, различающихся трендом, определить границу между ними по ряду $R_{1.i}$ не удается, поэтому анализируется также ряд последовательных разниц $\Delta R_{1.i}$. На границе клинальных квантов возникают перепады значений $\Delta R_{1.i}$, поэтому и здесь можно воспользоваться нормированным отклонением

$$t=\frac{\Delta\bar{R}_{1.\,i}-\Delta R_{1.\,i+k}}{S_{\Delta R_{1.\,i}}}.$$

Наконец, в некоторых, по-видимому, весьма редких случаях, например при соседстве двух квантов, различающихся трендом варьирования, обнаруживается скачок только в ряду вторых разниц — $\Delta|\Delta R_{1.i}|$ (берутся модули первых разниц), достоверность его также определяется с помощью критерия t.

Итак, анализ трех рядов — $R_{1.i}$, $\Delta R_{1.i}$, $\Delta|\Delta R_{1.i}|$ — приводит к выявлению возможных границ между квантами. Как уже говорилось, границы эти условны в том смысле, что указывают на зону перехода одного кванта в другой. По этой причине при дальнейшей обработке материала одинаково правомерным является: 1) исключение пограничных площадок, 2) включение одних и тех же пограничных площадок в оба кванта, 3) проведение границы между любыми площадками в зоне контакта квантов. Необходимо иметь в виду, что второй и третий варианты при статистическом сравнении соседних квантов приводят к снижению различий между ними.

Установление границ между квантами еще не доказывает выявления самих квантов, их достоверности. Требуется подтверждение различия соседних предварительно выделенных участков трансекта хотя бы по одному из указанных ранее признаков: уровню исходных признаков, тренду уровня, варьированию или тренду варьирования. Это составляет второй этап работы.

Для выявления различий в уровне признаков вопрос поставлен следующим образом: отличаются ли среднее, полученное из расстояний каждой площадки первого кванта от средней площадки этого кванта, и среднее из расстояний каждой площадки второго кванта от средней площадки также первого кванта? Для этого для отрезка трансекта, включающего 2 участка (кванта), рассчитываем новый ряд $R_{\mathrm{I}.i}$ (расстояния каждой площадки от средней площадки первого кванта). Последовательный ряд $R_{\mathrm{I}.i}$ оказывается организованным в однофакторный дисперсионный комплекс из двух блоков, соответствующих двум квантам. Различие между средними блоков определяется по критерию Фишера $F_{x/z}=S_x^2/S_z^2$, число степеней свободы $\nu_x=1$, $\nu_z=n-2$, где n — число значений $R_{\mathrm{I}.i}$ во всем ряду. Здесь S_x^2 — факториальное варьирование, S_z^2 — случайное варьирование определяются следующим образом

$$S_x^2=\frac{(\bar{R}_{(\mathrm{I}.i)\mathrm{I}}-\bar{R}_{\mathrm{I}.i})^2 n_{\mathrm{I}}+(\bar{R}_{(\mathrm{I}.i)\mathrm{II}}-\bar{R}_{\mathrm{I}.i})^2 n_{\mathrm{II}}}{\nu_x},$$

$$S_z^2=\frac{\Sigma(R_{(\mathrm{I}.i)\mathrm{I}}-\bar{R}_{(\mathrm{I}.i)\mathrm{I}})^2+\Sigma(R_{(\mathrm{I}.i)\mathrm{II}}-\bar{R}_{(\mathrm{I}.i)\mathrm{II}})^2}{\nu_z},$$

где $R_{(\mathrm{I}.i)\mathrm{I}}$, $R_{(\mathrm{I}.i)\mathrm{II}}$ — расстояние между площадками соответственно первого (I) и второго (II) блоков и средней площадкой первого блока. $\bar{R}_{(\mathrm{I}.i)\mathrm{I}}$, $\bar{R}_{(\mathrm{I}.i)\mathrm{II}}$ — средние расстояния в первом и втором блоках, $\bar{R}_{\mathrm{I}.i}$ — среднее всего комплекса. При $F_{x/z}\geqslant F_\alpha$ (табличное значение на принятом доверительном уровне —0.95) различие уровня признаков считается обнаруженным. Иными словами, участки достоверно различаются.

Различие в варьировании признаков двух квантов устанавливается в том же дисперсионном комплексе с помощью $F_z=S_{z_{\mathrm{I}}}^2/S_{z_{\mathrm{II}}}^2$ при $S_{z_{\mathrm{I}}}^2>S_{z_{\mathrm{II}}}^2$ либо $F_z=S_{z_{\mathrm{II}}}^2/S_{z_{\mathrm{I}}}^2$ при $S_{z_{\mathrm{II}}}^2>S_{z_{\mathrm{I}}}^2$; число степеней свободы $\nu_{z_{\mathrm{I}}}=n_{\mathrm{I}}-1$, $\nu_{z_{\mathrm{II}}}=n_{\mathrm{II}}-1$, где n_{I} и n_{II} — число значений $R_{\mathrm{I}.i}$ в квантах I и II. Варьирование определяется

$$S_{z_{\mathrm{I}}}^2=\frac{\Sigma(R_{(\mathrm{I}.i)\mathrm{I}}-\bar{R}_{(\mathrm{I}.i)\mathrm{I}})^2}{n_{\mathrm{I}}-1},$$

$$S_{z_{\mathrm{II}}}^2=\frac{\Sigma(R_{(\mathrm{I}.i)\mathrm{II}}-\bar{R}_{(\mathrm{I}.i)\mathrm{II}})^2}{n_{\mathrm{II}}-1}.$$

Тренд уровня (постепенное увеличение или уменьшение признаков в пределах кванта) определяется порознь для каждого кванта. Для этого используются те же ряды, что и для определения границ квантов ($R_{1.i}$ — расстояния от исходной площадки данного кванта до каждой последующей). Для оценки достоверности тренда применен критерий $F_{\text{ту}}=\Sigma(\Delta R_{1.i})^2/(\Sigma(R_{1.i}-\bar{R}_{1.i})^2)$ при числе степеней свободы $n-1$. Критические значения для этого критерия привел

Л. Закс (1976). Если $F_{\text{ту}} < F_{\alpha}$, то тренд можно считать обнаруженным. Знак тренда определяется по возрастанию или уменьшению значений $R_{1.i}$ в данном кванте. Оценки трендов проводятся в обоих сравниваемых квантах. Различие квантов по тренду уровня признаков может считаться установленным, если в одном из них тренд обнаружен, а в другом его нет или же тренд имеют оба кванта, но знаки трендов противоположные.

Тренд варьирования признаков в пределах кванта (постепенное увеличение или уменьшение варьирования) приводит к тренду в последовательном ряду $R_{i.i+1}$ расстояний между соседними площадками. В этом случае мы поступаем аналогично предыдущему, рассчитывая для каждого кванта

$$F_{\text{тв}} = \frac{\Sigma (\Delta R_{i.\,i+1})^2}{\Sigma (R_{i.\,i+1} - \bar{R}_{i.\,i+1})^2}$$

— число степеней свободы $\nu = n-1$. Вообще говоря, можно было бы пойти дальше — устанавливать различные степени выраженности тренда в квантах, имеющих тренд одного знака. Для этого потребовалось бы существенно усложнить методику, особенно учитывая, что тренд может иметь ускорение (на графике криволинеен). Поскольку в нашу задачу не входит детальная характеристика квантов, мы ограничимся простыми моделями и они демонстрируют возможность обнаружить квантованность растительного покрова.

Как уже говорилось, кванты могут различаться либо одним из типов закономерностей распределения признаков в пространстве, либо их комбинацией.

Теперь схематически определим порядок работы. Вначале проводим членение трансекта на кванты. С этой целью строятся ряды эвклидовых расстояний. Поскольку мы не знаем, с какими контурами имеем дело и какими рядами R должны пользоваться, сразу рассчитываем 3 ряда — первый или основной $R_{1.i}$ (расстояние между исходной площадкой или средней из 2—3 первых площадок) и ряды первой и второй производных — $\Delta R_{1.i}$ и $\Delta\,|\Delta R_{1.i}|$. Расчет рядов ведется до появления в каком-либо из них значения, существенно отличающегося от предыдущих. Это подозреваемое значение проверяется, как было показано ранее, с помощью нормированного отклонения. Строго говоря, следовало бы проверять принадлежность каждого значения R к совокупности предыдущих, но на практике этого не требуется. Если скачок, как мы его называем, достоверен, т. е. намечена граница первого контура, вновь рассчитываются 3 ряда расстояний; исходной берется площадка, на которой обнаружен скачок. Вновь повторяется вся процедура, в результате которой трансекта оказывается расчлененной на контуры. Иногда встречаются случаи, когда указанным способом невозможно выявить «отскакивающее» значение, поэтому анализ проводится и в обратном направлении, начиная с конца трансекты, двигаясь к ее началу. На втором этапе, используя приведенные ранее формулы, последовательно сравниваются попарно намеченные участки по уровню признака $F_{x/z}$, варьированию F_z, тренду уровня $F_{\text{ту}}$, тренду варьирования $F_{\text{тв}}$. Если 2 соседних контура не различаются своими закономерностями, они объединяются, и этот новый объединенный контур сравнивается с соседним последующим. Здесь необходимо сделать одно замечание. Разрешающая способность предлагаемой нами методики, как и любых других, имеет свои пределы. Так, малое число площадок в пределах кванта может не позволить выявить его отличие от соседнего. В частности, чем меньше тренд, тем большее число учетных единиц требуется для его выявления с достаточно высокой вероятностью. В принципе размер кванта может быть равен 1—2 площадкам, и тогда единственным указанием на его существование является скачок в ряду $R_{1.i}$, либо одной из разностей. Как же поступить при конкретном анализе трансект, если предварительно выделенный квант оказался неотличимым от предыдущего? Если строго следовать методике, эти 2 кванта должны быть объединены и считаться одним. Если же принять во внимание только что указанные ограничения возможности метода, то вполне логично признать такие участки (кванты) не подлежащими дальнейшему анализу и исключить из рассмотрения. Таким образом, любой трансект будет содержать отрезки, вполне расчлененные на кванты, и отрезки, заключающие в себе неопределенность.

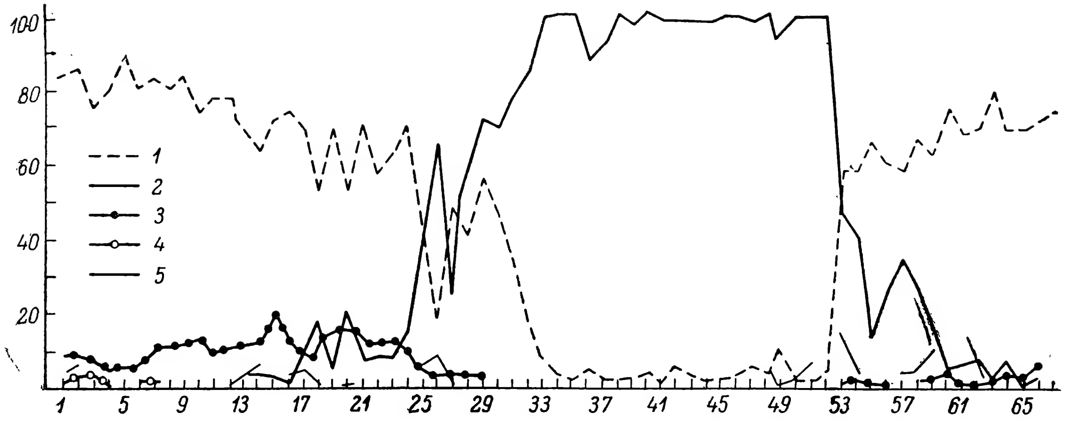


Рис. 1. Трансект в напочвенном покрове зеленомощно-лишайникового сосняка (Псковская обл., Гдовский р-н).

Здесь и на рис. 4: *по оси абсцисс* — номера площадок; *по оси ординат* — проективное покрытие, %: *1* — кустистые лишайники, *2* — зеленые мхи, *3* — бокальчатые лишайники, *4* — политриховые мхи, *5* — кустарнички.

Рассмотрим результаты анализа конкретного трансекта, представленного на рис. 1. Методика описания — мелкие площадки (0.1 м^2), расположенные впритык. На рис. 2 показан весь ход разбиения трансекта на участки, ограниченные отскакивающими значениями $R_{1.i}$. Видно, что в одних случаях граница между квантами выражена четко и хорошо определяется (рис. 2, *II*, *IV*), в других ее уловить труднее. Не всякое отскакивающее значение $R_{1.i}$ следует принимать за начало следующего кванта. Так, площадка *10* (соответствующее ей значение $R_{1.10}$) достоверно отличается от совокупности предыдущих, но за ней следуют более низкие значения R, указывающие, что первый квант еще продолжается, поэтому условную границу мы проводим между площадками *12* и *13*. Видно, что после площадки *13* начинается квант, отличающийся от предыдущего уровнем и более варьирующий (мозаичный). Переход от одного кванта к другому, показанный на рис. 2, *III*, очень плавный. В этом случае нам пришлось применить прием, указанный ранее, а именно проверить достоверность скачка не на площадке *33*, а на площадке *34*. Наш трансект оказался разбитым на пять квантов: площадки *1—12*, *13—24*, *25—32*, *33—52* и *53—67*. Теперь встает задача сравнить выделившиеся участки. Для примера покажем сравнение квантов *I* (площадки *1—12*) и *II* (площадки *13—24*). Находим среднюю площадку кванта *I* (среднее обилие всех видов, встреченных на площадках с *1* по *12*). Она имеет

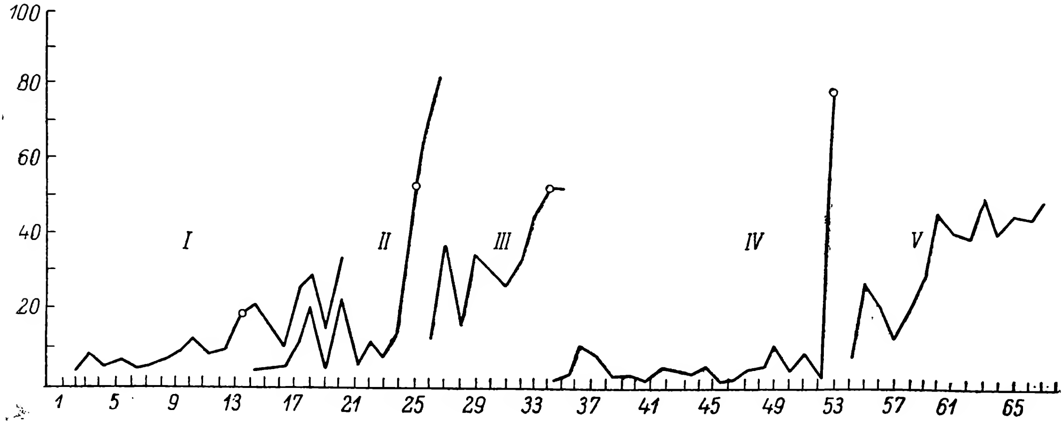


Рис. 2. Разбиение трансекта на кванты.

Здесь и на рис. 3: *по оси абсцисс* — номера площадок; *по оси ординат* значения R: $I — R_{1.i}$, $II — R_{13.i}$, $III — R_{25.i}$, $IV — R_{33.i}$, $V — R_{53.i}$.

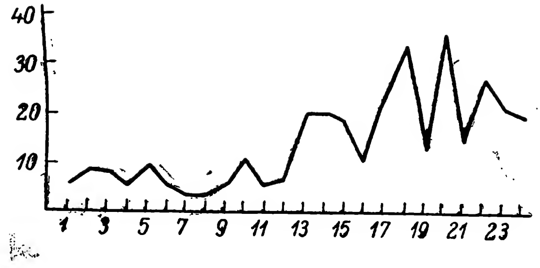


Рис. 3. Ряд $R_{I.i}$ для сравнения квантов *I* (площадки *1—12*) и *II* (площадки 13—24).

вид: кустистые лишайники — 80, бокальчатые лишайники — 6.5, политриховые мхи — 1, кустарнички — 1 %. Строим ряд, где рассчитаны расстояния каждой площадки квантов *I* и *II* от только что приведенной средней площадки кванта *I*. Графически он представлен на рис. 3. Проведя расчеты, получаем $S_x^2=1368.1$, $S_z^2=33.9$, $n=24$, $\nu_x=1$, $\nu_z=22$, $F_{x/z}=40.3$, $F_\alpha=4.3$.

Поскольку $F_{x/z} > F_\alpha$, кванты *I* и *II* достоверно различаются уровнем признаков. Итоги статистического анализа трансекта показаны в таблице.

Результаты статистического анализа трансекта

Показатель различия	Сравниваемые кванты (в скобках номера площадок)			
	I (1—12) II (13—24)	II (13—24) III (25—32)	III (25—32) IV (33—52)	IV (33—52) V (53—67)
Уровень признаков	+	+	+	+
Уровень варьирования	+	+	+	+
Тренд уровня			+	+
Тренд варьирования	+	+		

Примечание. Знаком + отмечены случаи достоверного различия квантов.

Изложенным методом мы проанализировали серию трансект; все они поддаются расчленению на участки, различающиеся закономерностями варьирования признаков. Помимо обработки собственного материала, было проведено членение трансекта, приведенного в работе Василевича (1975). Это было тем более интересно, что давало возможность сравнить результаты, полученные разными способами. На рис. 4 представлен фрагмент трансекта и показаны границы участков. При традиционном подходе, как указывает Василевич, геоботаники выделили бы 3 контура — с *Halocnemum strobilaceum*, *Petrosimonia brachiata* и узкую переходную полосу. Примененная Василевичем методика наметила границы контуров в иных местах, также разделив трансект на 3 части. Наш способ более дробно расчленил трансект, выделив 5 контуров. Любопытно отметить, что в последнем случае членение совместило в себе как традиционное, так и деление Василевича (границы почти совпали).

Обращает на себя внимание тот факт, что судя по литературным данным, всегда, когда авторы ставили задачу объективно расчленить растительный покров на различающиеся участки и использовали адекватную задаче методику, это им удавалось (Василевич, 1975; Прейс, Самойлов, 1977). Такие результаты не случайны. Они бесспорно доказывают квантованность растительного покрова как общее его свойство. Континуум же приводит к тому, что между квантами не существует плоскости раздела, границу между ними провести однозначно невозможно; в этом смысле переход постепенен.

При расшифровке квантованности растительного покрова необходимо иметь в виду ряд обстоятельств. Кванты, выделенные указанным способом на основе обилия видов и простых моделей варьирования, являются морфологическими контурами. Функциональная их интерпретация требует дополнительной информации, и может случиться, что 2 (или больше) морфологических кванта характеризуют одно функционально единое образование. Например, трансект, пересекающий фитогенное поле одиночного дерева на лугу, может расчлениться на 2 клинальных кванта, граница между которыми пройдет около ствола. При детальном членении может выделиться и несколько квантов, соответствующих разным зонам кроны дерева (Прейс, Самойлов, 1977). Такие кванты сами распределены по определенному закону и образуют элементарную форму расти-

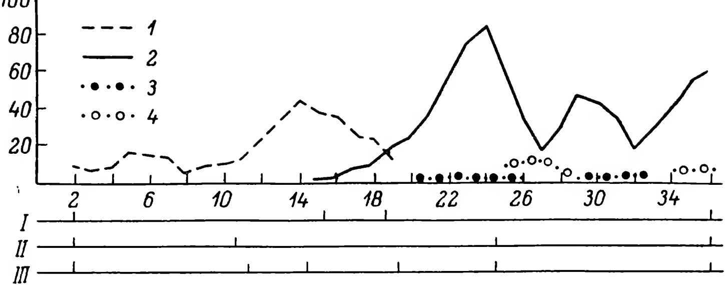


Рис. 4. Членение трансекта разными способами: при традиционном подходе (*I*), по методу Василевича (*II*) и по методу авторов статьи (*III*).

1 — *Halocnemum strobilaceum*, *2* — *Petrosimonia brachiata*, *3* — *Echinopsilon sedoides*, *4* — *Artemisia monogyna*.

тельного покрова — коном (Ипатов, 1970). Мелкие кванты, выделенные на основе небольших площадок, могут быть организованы по тем же законам в более крупные, в своего рода «пачки» квантов. Выделение таких крупных квантов возможно с применением той же самой методики обработки материала, но с использованием более крупных учетных единиц (площадок). Такая квантованность растительного покрова на разных масштабных уровнях нашла свое отражение в выделении микро-, мезо- и макрокомбинаций (Исаченко, 1966). Наконец, использование разных признаков — обилия видов, суммарного проективного покрытия синузий, обилия видов с поправкой на их ценотическую значимость, с учетом распространения их корневых систем и т. д. — может привести к выявлению разного рода квантов. Все это разнообразие форм квантов свидетельствует о сложной организации растительного покрова; оно же нередко, по-видимому, подталкивает исследователя к простому пути — признанию постулата о континууме растительного покрова, освобождающего его (исследователя) от порой весьма трудного выделения в натуре квантов.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. К методике анализа границ фитоценозов. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1967, т. 72, вып. 3, с. 85—93. — *Василевич В. И.* Выявление границ в растительном покрове. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1975, т. 80, вып. 3, с. 94—103. — *Закс Л.* Статистическое оценивание. М.: Статистика, 1976. 598 с. — *Ипатов В. С.* Некоторые вопросы теории организации растительного покрова. — Бот. журн., 1970, т. 56, № 2, с. 184—195. — *Исаченко Т. И.* Изучение и картографирование структуры растительного покрова. — Тез. докл. совещ. по геобот. картир. и районир., Рига, 1966, с. 65—70. — *Прейс Ю. И.*, *Самойлов Ю. И.* Опыт выявления границ меду элементами мозаики в луговой растительности. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1977, т. 82, вып. 4, с. 55—67.

Ленинградский государственный университет.

Получено 24 V 1983.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 (479.22)

Т. К. Мардалейшвили

НОВЫЕ ТАКСОНЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ ГРУЗИИ

MARDALEYSHVILI T. K. NEW TAXA OF THE HIGHER PLANTS OF GEORGIA

Veronica tumadzhanovii T. Mardalejschvili sp. nov.[1] Planta perennis, laete viridis, pilis albis crispis obsita, caudiculis adscendentibus numerosis ramosis dense foliosis 5—7 (10) cm altis; radix palaris, verticalis, ad 25—35 cm longa; folia laete viridia, alterno-opposita, ovata, rugosa, rigidiuscula, subtus nervis manifeste prominentibus percursa, ad margines et saepe subtus laxe pilosa, supra pro more glabra, breviter petiolata; folia floralia diminuta; racemi terminales, 4—6-flori, pedunculis pilosis; pedicelli pilosi, recti vel patentes; calycis laciniae 4, ellipticae, sub anthesi ad 3—4 (4.5) mm longae, interne subglabrae, externe laxe pilosae, fructificatione pro more capsula longiores, 5—5.5 mm longae; corolla laete coerulea, violaceo-striata, tubo flavo interne piloso, calyce subduplo longior, 13—14 (15) mm in diam.; stamina antheris violaceis, corolla breviora; capsula inflata, biloba, laxe pilosa, apice emarginata; stylus rectus, 4-5 mm longus; semen fuscidulo-flavum, leve, cuneatum, umbilico magno, 1.8 mm longo. VIII—IX.

Typus: Georgia Orientalis, Ossetia Australis, in fluxu superiore fl. Liachvi Major, elevatio vulcanica Keliensis, in regione subnivali 3100 m s. m., declive austro-occidentale sub angulo 7—10°, inter lacum Keli et Arczvis-Tba, in schistosis margaceis submobilibus, $sp._{2-3}$, 28 VIII 1980, fl. et fr., T. Mardalejschvili (TBI, isotypi — LE, TBI, Institutum Pharmacochemiae nom. I. G. Kuthatheladze Acad. Sci. RSS Georgiae).

Affinitas. Species nostra *V. telephiifoliae* Vahl (= *V. minutae* C. A. Mey.) similitudinem maximam praebet, a qua tamen foliis rigidiusculis laete viridibus ovatis rugosis nervosis (nec carnosulis glaucescentibus obovatis vel orbicularibus), seminibus basi cuneatis (nec rotundatis vel subrotundatis), pubescentia peculiari, calyce capsulam superante, corolla majore, habitu, anthesi seriore, isolationem huius speciei biologicam evocante sat bene differt.

Habitatio. Oecotopi schistosi aprici in margaceis regionis alpinae et subnivalis, 2600—3100 m s. m., communitates parvas laxas format. Necnon habitatione in schistis margaceis valde carbonaticis (nec in rupibus vulcanicis ecarbonaticis).

Distributio. Species endemica; populationes paucae in elevatione vulcanica Keliensi in punctis quattuor isolatis in ventae sunt.

Многолетнее светло-зеленое растение, опушенное курчавыми белыми волосками, с приподнимающимися, густо олиственными, многочисленными разветвленными побегами 5—7 (10) см выс.; корень стержневой, вертикальный, до 25—35 см дл.; листья светло-зеленые, очередно-супротивные, яйцевидные, морщинистые, почти жесткие, снизу с хорошо выраженными выступающими жилками, по краям и часто снизу рыхлоопушенные, сверху, как правило, голые, на коротких черешках; прицветные листья уменьшенные; кисти верхушечные,

---

[1] Вид назван в честь известного исследователя флоры и растительности Кавказа профессора И. И. Тумаджанова, вложившего большой вклад в познание цитотаксономии и географии весьма сложного полиморфного комплекса *Veronica gentianoides* Vahl s. l.

4—6-цветковые, на опушенных цветоносах; цветоножки опушенные, прямые или отклоненные; чашечка с четырьмя эллиптическими долями, во время цветения до 3—4 (4.5) мм дл., доли чашечки внутри почти голые, снаружи рыхлоопушенные, как правило, при зрелых плодах длиннее коробочки, 5—5.5 мм дл.; венчик светло-голубой, с фиолетовыми полосками, с желтой, внутри опушенной трубкой, почти вдвое превышает чашечку, 13—14 (15) мм в диам.; тычинки с фиолетовыми пыльниками, короче венчика; коробочка вздутая, двулопастная, рыхлоопушенная, на верхушке выемчатая; столбик прямой, 4—5 мм дл.; семя буровато-желтое, гладкое, клиновидное, с большим рубчиком, 1.8 мм дл. VIII—IX.

Тип: Восточная Грузия, Южная Осетия, верховье р. Большой Лиахви, Кельское вулканическое нагорье, субнивальный пояс, 3100 м над ур. м., юго-западный склон, крутизна 7—10°, между оз. Кели и Арчвис-Тба, на слабоподвижных мергелистых сланцах, sp$_{2-3}$, 28 VIII 1980, цв. и пл., Т. Мардалейшвили (TBI, изотипы — LE, TBI, Институт фармакохимии им. И. Г. Кутателадзе АН ГССР).

Родство. Описываемый нами вид обнаруживает наибольшее сходство с видом *V. telephiifolia* Vahl (=*V. minuta* C. A. Mey.), от которого достаточно хорошо отличается почти жесткими, светло-зелеными, яйцевидными, морщинистыми, жилковатыми (а не полумясистыми, сизоватыми, обратнояйцевидными или округлыми) листьями, клиновидными (а не округлыми или почти округлыми) в основании семенами, характерным опушением, соотношением размеров чашечки с коробочкой, более крупным венчиком, иной жизненной формой, общим габитусом, более поздним цветением, обусловливающим биологическую изоляцию вида.

Местообитание. Хорошо освещенные осыпные экотопы мергелистых сланцев альпийского и субнивального поясов в пределах высот 2600—3100 м над ур. м. Создает рыхлые микрогруппировки. Характерными сопутствующими растениями являются *Saxifraga pseudolaevis* Oett., *Veronica schistosa* E. Busch, *Dentaria microphylla* Willd., *Tripleurospermum subnivale* Pobed., *Ranunculus lojkae* Somm. et Levier.

Распространение. Эндемик. Малочисленные популяции вида найдены только на Кельском вулканическом нагорье в четырех изолированных друг от друга пунктах.

Растение весьма редкое, принадлежит к альпийско-субнивальным, центрально-кавкасионским (юго-осетинским) узколокальным эндемикам осыпного флороценотического комплекса.

Наши исследования почти по всему южному склону Большого Кавказа подтвердили строгую приуроченность вида *V. telephiifolia* к изверженным бескарбонатным породам, тогда как *V. tumadzhanovii* растет исключительно на мергелистых сланцах, характеризующихся высокой степенью карбонатности. Морфолого-биологическую обособленность *V. tumadzhanovii* можно объяснить неоген-четвертичным вулканизмом Кельского нагорья.

Galium praemontanum T. Mardalejschvili sp. nov. — Planta perennis, glaberrima, molliter et laxe pulvinata, 7—10 cm alta, caulibus undique sulcatis quadrangularibus tenuibus numerosis; sterilibus subnullis, in partibus media inferioreque praecipue laete viridis, inferne foliis anni praecedentis numerosis tecta. Radix verticalis, sat crassa, ad 25 cm longa; folia in verticillis 6—7, lineari-lanceolata vel oblanceolata, plana, acuminata, subtus manifeste uninervia, 4—5 mm longa, 1—1.5 mm lata, floralia caulinis multo minora; internodia 1—2 cm longa. Cymae apice caulium paniculam corymbosam formantes, pedunculis longis plerumque biternatim ramosis; pedicelli flores aequantes vel subsuperantes. Corolla alba, 4—5 mm in diam., lobis ovatis apice distincte acuminatis. Antherae nigrae. Fructus didymus, fuscus, glaber, 1—1.3 mm longus, albo-tuberculatus. VI—VII.

Typus: Georgia Orientalis, Kachetia, in viciniis opp. Tziteli-Tzkaro, prope pagum Mazovka locus, «Orlinaja balka» (Artzivischevi) dictus, 750 m s. m., ad declive australe, in fissuris rupium calcarearum periodice humidarum, sp$_2$, 20 V 1978, fl. et fr., T. Mardalejschvili (TBI, isotypi — LE, TBI, Institutum Pharmacochemiae nom. I. G. Kuthatheladze Acad. Sci. RSS Georgiae).

Paratypus: Distr. Tziteltzkaroicus, montes Duo fratris et vicinitates eorum, 5 VIII 1946, V. Schotadze (Institutum Pharmacochemiae nom. I. G. Kuthatheladze Acad. Sci. RSS Georgiae).

Affinitas. Species *G. pumilo* Murr., Europae incolae, speciei polymorphae maxime affinis est, a que habitu, antheris nigris, fructibus albo-tuberculatis et caulibus inferne foliis emortuis anni praecedentis tectis bene differt.

G. pumilum magnitudine ac pubescentia praecipue sat polymorpha per totam fere aream est, quod e materie herbarii Instituti Botanici nom. V. L. Komarovii Acad. Sci. URSS (LE) patet. Materies nostrae speciminibus e massivo calcareo Pannoniae «in dolomiticus montis» indicatis et e Suetz «loco saxoso calcario» indicatis maxime affines sunt; in Caucaso species propinque desunt; planta nostra ut videtur speciebus supraalpinis *G. kiapazi* Manden. et *G. vartanii* Grossh. vix affinis est.

Habitatio. In fissuris rupium calcarearum apricarum periodice humidarum regionis praemontanae, 750—800 m s. m.

Distributio. Species endemica. Populationes typicae in punctis adhuc duobus, in massivo calcareo planimontani Kachetiae inventae sunt.

Многолетнее, совершенно голое, мягко-рыхлоподушечное растение 7—10 см выс., с многочисленными, тонкими, четырехгранными, со всех сторон желобчатыми побегами; стерильных побегов почти нет; растение, особенно в средней и нижней частях, с ярко-зеленым оттенком, внизу побеги со многими прошлогодними листьями; корень вертикальный, довольно толстый, до 25 см дл.; листья в мутовках по 6—7, линейно-ланцетные или обратноланцетные, плоские, заостренные, в нижней стороне с хорошо выраженной одной жилкой, 4—5 мм дл. и 1—1.5 мм шир., прицветные листья значительно мельче стеблевых; междоузлия 1—2 см дл.; полузонтики на верхушках стеблей, образующие щитковидную метелку, на длинных, в основном дважды тройчато разветвленных цветоносах; цветоножки равны или немножко превышают цветки; венчик белый, 4—5 мм в диам., с яйцевидными лопастями, на верхушке с хорошо выраженным острием; пыльники черные; плод двойчатый, бурый, голый, 1—1.3 мм дл., с белыми бугорками. VI—VII.

Тип: Восточная Грузия, Кахетия, окрестности г. Цители-Цкаро, около с. Мазовки, «Орлиная балка» (Арцивисхеви), 750 м над ур. м., южный склон, в трещинах известняковых периодически влажных скал, sp_2, 20 V 1978, цв. и пл., Т. Мардалейшвили (TBI, изотипы — LE, TBI, Институт фармакохимии им. И. Г. Кутателадзе АН ГССР).

Паратип: Цителцкаройский р-н, горы Два Брата и окрестности, 5 VIII 1946, В. Шотадзе (Институт фармакохимии им. И. Г. Кутателадзе АН ГССР).

Родство. Вид обнаруживает наибольшее сходство с полиморфным европейским видом *G. pumilum Murr.*, от которого хорошо отличается общим обликом, черными пыльниками, белыми бугорками на плодах и в нижней части стебля, наличием отмерших прошлогодних листьев.

Из материалов Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) следует, что почти по всему ареалу прослеживается довольно большой полиморфизм *G. pumilum*, особенно в отношении общих размеров растения и степени опушения. Наш материал больше всего близок к гербарным образцам с известнякового массива из Венгрии «in dolomiticus montis» и из Суеца «loco saxoso calcario». Среди кавказских растений мы не находим ему близких. Дальняя родственная связь намечается с верхнеальпийскими видами *G. kiapazi* Manden. и *G. vartanii* Grossh.

Местообитание. Трещины освещенных, периодически влажных известняковых скал предгорной зоны, 750—800 м над ур. м. Характерными сопутствующими растениями являются *Asplenium rutam-muraria* L., *Campanula kachetica* Kantsch., *Minuartia woronowii* Schischk., *Onosma tenuiflora* Willd., *Scrophularia rupestris* Bieb. ex Willd.

Распространение. Эндемик. Типичные популяции вида пока найдены только в двух пунктах, на известняковом массиве Кахетинского плоскогорья.

Дополнительные материалы по описываемому виду мы собрали в 1981—

1982 гг. в окрестности г. Тбилиси, около г. Мцхета (Армазское ущелье), приблизительно в 130 км по прямой линии от указанного выше пункта. Детальный морфологический анализ привел нас к выводу о необходимости рассматривать армазские популяции в качестве вариации вышеописанного вида.

Galijm praemontanum var. armazicum T. Mardalejschvili var. nov. — Planta major, 10—15 cm alta, ascendens vel suberecta, laxa, internodiis 2—4 cm longis, foliis 7—8 cm longis, inflorescentia valde exserta.

Typus: Georgia Orientalis, in viciniis opp. Tbilissi, prope opp. Mzcheta, in faucibus Armaz, 720 m s. m., complexus saxoso-silvester formationis querceto-carpineti orientalis ad declive borale, in fissuris tophis carbonaticis, in loco aperto, sp_2, 31 V 1981, fl., T. Mardalejschvili (TBI, isotypi — LE, TBI, Institutum Pharmacochemiae nom. I. G. Kuthatheladze Acad. Sci. RSS Georgiae).

Populatio varietatis huius loco unico ca. 400 m^2 in tophis carbonaticis in venta est. Sporadice crescit.

Растение более крупное, 10—15 см выс., приподнимающееся или почти прямостоячее, рыхлое, междоузлия 2—4 см дл., листья 7—8 мм дл., соцветие сильно выступающее.

Тип: Восточная Грузия, окрестности г. Тбилиси, около г. Мцхета, Армазское ущелье, 720 м над ур. м., скально-лесной комплекс дубово-грабинниковой формации, северный склон, в расщелинах карбонатного туфа, на открытом месте, sp_2, 31 V 1981, цв., Т. Мардалейшвили (TBI, изотипы — LE, TBI, Институт фармакохимии им. И. Г. Кутателадзе АН ГССР).

Малочисленная популяция описываемой вариации найдена только в одном месте, на карбонатных туфах, всего на площади около 400 $м^2$. Растет спорадично. Характерными сопутствующими растениями являются *Campanula alliariifolia* Willd., *Cephalaria media* Litv., *Centranthus longiflorus* Stev., *Dianthus orientalis* Adam, *Nepeta iberica* Pojark., *Papaver fugax* Poir., *Silene saxatilis* Sims.

В целом вид весьма интересный, принадлежит к числу предгорных, узколокальных (с дизъюнктивным ареалом) эндемиков скального флороценотического комплекса Восточной Грузии.

Centaurea svanetica T. Mardalejschvili sp. nov. — Planta perennis, herbacea, 35—45 cm alta, tomentulo griseolo appresso tecta; caules numerosi, angulati, erecti, 1.5—2 mm crassi, superne ad trientem fere aphylli, albido-araneosi, calathidio uno terminati; folia pro more integra, supra griseolo-viridia, vix griseo-araneosa, subtus appresse griseo-tomentosa, margine raro glandulosa, radicalia longe petiolata, ad 8—10 cm longa, caulina pauca, sensim deminuta ad summum squamiforme acuminatum sessile. Calathidia ovoidea, 17—20 mm longa, 12—13 mm lata, glaberrima; involucri phylla appendiculus brunneo-fuscidulis integerrimis; flores rosei, extremi multo amplificati; achemium 4—5 mm longum, glabrum, compressum, pappo ad 9—10 mm longo. VII—VIII.

Typus: Georgia Occidentalis, Svanetia Inferior, ad latus dextrum fl. Pzchenistzkali, in fluxu superiore fl. Mananauristzkali, 1820 m s. m. «Skimeri», ad declive australe, complexus saxoso-silvester, in schistis carbonaticis humidis, sp.$_{1-2}$, 24 VII 1979, fl. et fr., T. Mardalejschvili (TBI, isotypi — LE, TBI, Institutum Pharmacochemiae nom I. G. Kuthatheladze Acad. Sci. RSS Georgiae).

Affinitas. Species nostra *C. bellae* Trautv. et *C. bagadensi* Woronow necnon *C. nathadzeae* Sosn. ei affinibus similis est, sed foliis integris, habitu et partibus fere omnibus plantae sat magnis (folii lamina praecipue) necnon habitatione in locis humidissimis regionis silvaticae superioris (nec in siccis regionum praemontanae et montanae mediae) manifeste distinguitur.

Habitatio. Complexus saxoso-silvestres regionis silvaticae superioris aprici, 1820—1850 m s. m. In schistis carbonaticis humidissimis, communitates parvas format. Species nostra in sectione *Hyalinella* Tzvel. positionem maxime separatam obtinet et prolem maximam integrifoliam praebet.

Distributio. Species endemica, populationem in loco unico 500 m^2 praebet.

Многолетнее травянистое растение 35—45 см выс., покрытое прижатым сероватым войлочком; стебли многочисленные, гранистые, прямостоячие, 1.5—2 мм толщ., в верхней части почти на $^1/_3$ всей длины безлистные, с беловато-паутинистым опушением, заканчивающиеся корзинкой; листья, как правило, цельные, сверху серовато-зеленые, слегка серо-паутинистые, снизу прижато-серовойлочные, по краям с редкими железками, прикорневые на длинных черешках, до 8—10 см дл., стеблевые немногочисленные, постепенно уменьшающиеся и переходящие в сидячий чешуйчатый остроконечный лист. Корзинки яйцевидные, 17—20 мм дл., 12—13 мм шир., совершенно голые; придатки листочков обертки коричнево-буроватые, цельнокрайные; цветки розовые, краевые значительно увеличенные; семянка 4—5 мм дл., голая, сплюснутая, хохолок до 9—10 мм дл. VII—VIII.

Тип: Западная Грузия, Нижняя Сванетия, правый берег р. Цхенисцкали, верховье р. Мананаурисцкали, 1820 м над ур. м., «Скимери», южный склон, скально-лесной комплекс, на влажных карбонатных сланцах, sp$_{1-2}$, 24 VII 1979, цв. и пл., Т. Мардалейшвили (TBI, изотипы — LE, TBI, Институт фармакохимии им. И. Г. Кутателадзе АН ГССР).

Родство. Описываемый вид обнаруживает наибольшее сходство с видом *C. bella* Trautv. и близкородственными с ним видами *C. bagadensis* Woronow, *C. nathadzeae* Sosn., от которых четко отличается цельными листьями, габитуально и сравнительно крупными размерами почти всех органов растения; особенно выделяется пластинка листа. Помимо морфологических отличий, отмечается большой контраст и по экологии. *C. bella* и вышеперечисленные виды — растения сухих местообитаний предгорного и среднегорного поясов, тогда как описываемый вид произрастает на избыточно влажных местах верхнелесного пояса.

Местообитание. Хорошо освещенные скально-лесные комплексы верхнелесного пояса на высотах 1820—1850 м над ур. м. Растет на избыточно влажных карбонатных сланцах. Создает микрогруппировки. Характерными сопутствующими растениями являются *Allium ruprechtii* Boiss., *Anthemis sosnovskyana* Fed., *Bupleurum polyphyllum* Ledeb., *Veronica peduncularis* Bieb., *Asperula albovii* Manden., *Arenaria lychnidea* Bieb., *Potentilla brachypetala* Fisch. et Mey. ex Lehm., *Silene pygmaea* Adam.

Распространение. Эндемик. Популяция вида найдена только в одном месте на площади около 500 м^2.

Следует отметить, что среди представителей sect. *Hyalinella* Tzvel. описываемый нами вид занимает наиболее обособленное положение.

Институт фармакохимии им. И. Г. Кутателадзе АН ГССР,
Тбилиси.

Поступило 17 XI 1983.

УДК 005 : 576.16 : 582.734 (479.24)

Бот. журн., т. 70, № 2

Т. А. Касумова

НОВЫЙ ВИД РОДА *CRATAEGUS* (*ROSACEAE*) ИЗ АЗЕРБАЙДЖАНА

KASUMOVA T. A. A NEW SPECIES OF THE GENUS *CRATAEGUS* (*ROSACEAE*) FROM AZERBAIJAN

Приводится описание нового для науки вида *Crataegus cinovskisii* из Азербайджана.

Crataegus cinovskisii Kassumova sp. nov. (sect. Azaroli Loud.). — Arbuscula 5—6 m alta. Ramuli juveniles initio sparse albo-tomentosi, viriduli, demum subglabri, purpurei, hornotini biennesque purpurei-brunnei, sublucidi, rami vetustiores cinereofusci vel cinerei. Spinae aphyllae, paucae. Folia ramorum fertillium 30—70 mm lg., 25—70 mm lt., ovata vel late ovata, rarius subrotunda, basi late cuneata, decurrentia, apice acuta, 5—7-partita vel lobata, lobi lati, ovati, acuminati, margine exteriore ad medium inaequaliter serrati; folia ramorum sterilium 60—70 mm lg., 60—80 mm lt., supra saturate viridia, opaca, dense adpresse pilosa, adulta nonnumquam fere glabra, subtus pallidiora; petioli laminis 2—2.5 (3)-plo breviores, glabri vel pilis longis paucis obsiti. Stipulae caducae, falcatae, integerrimae vel subintegerrimae. Inflorescentiae corymbosae, compactae, 8—15-florae, glabrae vel pilis longis paucis obsitae. Sepala late triangularia, acuminata, suberecto-reflexa. Stamina 16—20, color antherarum ignotus. Styli 4—5. Fructus vinosi, globosi vel subglobosi, 6—15 mm lg., 5—13 mm lt., umbilico lato, 4—5 mm in diam., profundo; pyrenae 4—5, 5—11 mm lg., 4—6 (7) mm lt., dorso leviter sulcatae vel leves, ventre carinatae, laterius planae, leves, opacae, hypostylio brunnescenti, $^2/_3$ ventris partem occupante. Fl. V; fr. IX.

Typus: Azerbajdshan, Nachitschevan, distr. Babekski, p. Aznabjurt, ad viam, vinitum, 11 X 1973, fr. T. A. Kassumova (BAK).

Affinitas. *C. cinovskisii* affinis est *C. pontica* C. Koch, quae a specie nova notis sequentibis differt: fructubus luteis (nec vinosis), pyrenis 2—3 (nec 4—5).

Деревце 5—6 м выс. Молодые веточки сначала рассеянно-беловойлочные, зеленоватые, позже почти голые, пурпурные, однолетние и двулетние пурпурно-коричневые, слегка блестящие, более старые ветви серовато-бурые или серые. Пазушные безлистные колючки редкие. Листья фертильных ветвей 30—70 мм дл., 25—70 мм шир., яйцевидные или широкояйцевидные, реже почти округлые, с ширококлиновидным оттянутым основанием и острой верхушкой, 5—7-раздельные или лопастные, доли широкие, яйцевидные, заостренные снаружи, до середины неравнопильчатые; листья стерильных ветвей 60—70 мм дл., 60—80 мм шир., сверху насыщенно зеленого цвета, тусклые, сверху с прижатым опушением, взрослые иногда почти голые, снизу более бледные; черешки в 2—2.5 (3) раза короче листовых пластинок, голые или с длинными редкими волосками. Прилистники рано опадающие, серповидные, цельнокрайные или почти цельнокрайные. Соцветия щитковидные, компактные, 8—15-цветковые, голые или с длинными редкими волосками. Чашелистики широкотреугольные, заостренные, приподнято-отогнутые. Тычинок 16—20, окраска пыльников неизвестна. Столбиков 4—5. Плоды цвета бордо, шаровидные или почти шаровидные, 6—15 мм дл., 5—13 мм шир., с широким, 4—5 мм в диам., глубоким вдавлением; косточки в числе 4—5, 5—11 мм дл., 4—6 (7) мм шир., на спинке слегка бороздчатые или гладкие, с брюшной стороны килеватые, с боков плоские, гладкие, тусклые, с буроватым гипостилем, занимающим $^2/_3$ брюшной стороны. Цв. V; пл. IX.

Тип: Азербайджан, Нахичевань, Бабекский р-н, сел. Азнабюрт, вдоль дороги, среди виноградников, 11 X 1973, пл., Т. А. Касумова (ВАК).

Родство. Этот вид близок *C. pontica* C. Koch, который отличается от *C. cinovskisii* желтыми плодами (а не цвета бордо) с 2—3 косточками (а не 4—5).

Институт ботаники АН АзССР,
Баку.

Получено 18 VI 1984.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.51)

А. Н. Пузырев

ДОПОЛНЕНИЕ К АДВЕНТИВНОЙ ФЛОРЕ УДМУРТИИ

A. N. PUZYRJEV. SUPPLEMENT TO THE ADVENTIVE FLORA OF UDMURTIA

Сообщается о 21 новом адвентивном виде, найденном на территории железных дорог Удмуртии.

В последние годы при обследовании железнодорожного компонента антропофильной флоры Удмуртии мы нашли ряд новых адвентивных растений. Места находок некоторых из них выявлены также при определении растений гербария кафедры ботаники и физиологии растений Удмуртского государственного университета (УдГУ), собранных в различные годы. Несколько растений определены сотрудниками Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН).

Ambrosia trifida L. — Единичные экземпляры собраны на свалке элеватора в г. Можга (10 IX 1983) и на ж.-д. путях ст. Ягул Кизнерского р-на (11 IX 1983). В карантинной инспекции при МСХ УАССР имеется один гербарный образец этого растения, собранный на территории хлебоприемного предприятия в пос. Ува в августе 1981 г. Во всех трех пунктах растения вегетировали. Находки данного вида известны также из соседней Пермской обл. (Никитин, 1983) и Башкирии (Котов, Карнаух, 1945). Карантинный сорняк североамериканского происхождения.

Ammi majus L. — Два зацветающих растения данного вида собраны на ж.-д. путях ст. Ижевск-2 4 IX 1983. В качестве одичавшего указывается для Крыма («Определитель высших растений Крыма», 1972). Как заносное найдено также в Ленинградской обл. (В. М. Виноградова, личное сообщение).

Artemisia macrantha Ledeb. — Два экземпляра мы обнаружили на ж.-д. насыпи между станциями Гожня и Агрыз в Малопургинском р-не 21 V 1983. Распространен в степных районах Сибири. Указан для крайнего юго-востока Татарской АССР («Определитель растений Татарской АССР», 1979).

A. rupestris L. — Найден одиночный экземпляр в фазе цветения—плодоношения на ж.-д. насыпи в 2 км восточнее ст. Бугрыш Сарапульского р-на 6 VIII 1983. Растение степных лугов и склонов. Распространено в Сибири, Средней Азии, в Прибалтике (Поляков, 1961), а также в Башкирии, на Урале (Станков, Талиев, 1949).

A. verlotiorum Lamotte. — Заросль этого вида площадью около 15 м^2 встречена на ж.-д. насыпи ст. Воткинск 31 VIII 1983. Растения находились в фазе бутонизации и достигали высоты 1.5 м. Цветет очень поздно и, по-видимому, в условиях Удмуртии размножается преимущественно корневыми отпрысками. Нам известны находки данного вида из Ленинградской обл., Латвии (Гусев, 1980), Белоруссии и Крыма (Вынаев, Третьяков, 1979), а также из Московской обл. (на кафедру ботаники и физиологии растений УдГУ прислал гербарный образец М. Игнатов). Для востока европейской части СССР наша находка, по-видимому, является первой. Родина — Юго-Западный Китай.

Astrodaucus orientalis (L.) Drude. — Найдены две небольшие колонии этого вида в фазе цветения—плодоношения на ж.-д. насыпях между остановочными пунктами (ОП) Инга и Гуляево Вавожского р-на (19 VIII 1983) и между ст. Ува и ОП Ува-2 (20 VIII 1983) Увинского р-на. Мы определили также более раннюю находку этого вида в Удмуртской АССР (ОП Ува-2, август 1977 г., Т. Чучкалова), хранящуюся в гербарии кафедры ботаники и физиологии растений УдГУ. Растение южных районов СССР. По железным дорогам заносится в более северные районы, о чем свидетельствуют находки его в Московской, Харьковской, Курской областях (Октябрева и др., 1978). Как одичалое указывается для г. Вильнюса (Шишкин, 1950).

Chenopodium aristatum L. — Обнаружен на ж.-д. насыпях у ст. Вавож (18 IX 1983), между ст. Ува и ОП Ува-2, на сорном месте на одной из улиц в пос. Ува. Кроме того, 2 экземпляра встречены также в окрестностях г. Воткинска на сорных кучах у завода железобетонных конструкций (31 VIII 1983). Полусорный вид. Изредка заносится в нечерноземные районы европейской части СССР, например в Ленинградскую обл. (Цвелев, 1973), в Ригу (Шулц, 1977).

Commelina communis L. — Встречен на ж.-д. полотне между ст. Каркалай и ОП Ува-2 и ст. Ува (20 VIII 1983), в 2 км западнее ст. Областная и у ОП Квака Увинского р-на (23 VIII 1983), у ст. Азино (24 VIII 1983) и в 3 км западнее ст. Люкшудья Завьяловского р-на (25 VIII 1983). Все находки данного вида приурочены к Увинской ж.-д. ветке. В каждом из названных местонахождений растение встречалось в числе 1—4 экземпляров в фазе цветения—плодоношения. Сорняк японо-китайского происхождения. На восток европейской части СССР заносится очень редко и, видимо, не натурализуется. Так, найденная в 1978 г. в Чувашии группа из 35 растений данного вида (Димитриев, Ильминских, 1979) на следующий год полностью исчезла (Ильминских и др., 1981).

Cuscuta campestris Yunck. — В небольшом числе цветущие и плодоносящие особи найдены на ж.-д. станциях Можга (10 IX 1983), Воткинск (31 VIII 1983) и у ж.-д. полотна в 5 км южнее ст. Ижевск (14 IX 1983). В гербарии кафедры определен еще один экземпляр данного вида, собранный в районе старого аэропорта в окрестностях г. Ижевска (Олюлина, август 1977 г.). Карантинное растение североамериканского происхождения.

Digitaria ciliaris (Retz.) Koel. — Обнаружен на полотне ж.-д. в 2 км восточнее ст. Ува (20 VIII 1983) и на ст. Ижевск (6 IX 1983). Сорняк тропических и субтропических культур. В СССР распространен ва Кавказе (Цвелев, 1976). Т. И. Нечаева (1976) указывает его в качестве заносного для г. Владивостока.

Euphorbia sareptana A. Beck. — В Удмуртии большие колонии этого вида в фазе цветения обнаружены на ж.-д. насыпях между станциями Кабалуд и Кузьма Кезского р-на (12 VI 1983), ст. Балезино и ОП Шур Балезинского р-на (14 VI 1983), у станций Пибаньшур Балезинского р-на (16 VI 1983) и Сада Ярского р-на (22 VI 1983). Степной вид. П. Ф. Маевский (1964) указывает его для Тамбовской, Курской, Саратовской, Воронежской и Волгоградской областей.

Grindelia squarrosa (Pursh) Dun. — В Удмуртии обнаружен на краю ж.-д. полотна у площадки 27-й км железной дороги Агрыз—Ижевск (в 5 км южнее ст. Ижевск) 14 IX 1983. Одиночный цветущий экземпляр этого растения достигал высоты 60 см, сильно ветвился, имел много красивых смолистых корзинок. Сорное растение североамериканского происхождения. В СССР впервые обнаружено в 1949 г. на Украине (Никитин, 1983), где стало быстро распространяться (Протопопова, 1973). В 1960 г. был найден А. А. Шулцем (1976) в Латвии (г. Шкиротава).

Gypsophila perfoliata L. (*G. trichotoma* Wend.). — 21 VII 1983 два зацветающих экземпляра найдены на ж.-д. полотне в 1 км западнее ст. Камбарка. Заросль этого вида в фазе цветения—плодоношения площадью до 60 м^2 встречена также между путями ж.-д. парка ст. Ижевск. Растение солончаковых степей южных районов СССР. Маевский (1964) указывает его для Белгородской, Саратовской и Волгоградской областей. В качестве заносного отмечен в г. Риге (Шулц, 1977), в Калининской (Малышева, 1980), Липецкой, Московской (Вьюкова, 1983) областях.

Impatiens glandulifera Royle. — Мы наблюдали массовое дичание этого вида на небольшой речке у ст. Можга. Цветущие растения образовали густые заросли по берегам на протяжении нескольких сот метров. Декоративное и культивируемое растение. Часто дичает и внедряется в пойменные ценозы, например как это отмечено в Калининской (Малышева, 1979) и Липецкой (Вьюкова, 1983) областях.

Oenothera rubricaulis Klebahn. — В Удмуртии обнаружен пока в трех пунктах. Одиночный экземпляр собран на песчаном берегу р. Камы в окрестностях пос. Кама Камбарского р-на 22 VII 1983. 16 VIII 1983 несколько его особей встречено на ж.-д. насыпи в 2 км западнее ст. Сюрек Сюмсинского р-на. На ж.-д. полотне у ст. Кварса Воткинского р-на мы наблюдали сплошное его произрастание на протяжении нескольких километров. Кроме того, в гербарии кафедры был определен один экземпляр, собранный на ст. Кварса еще в июне 1977 г. Г. Абрамовой. Все растения собраны с цветками и плодами. В настоящее время вид указан почти во всех западных районах европейской части СССР.

Papaver dubium L. — Группа из 25 цветущих и плодоносящих особей встречена у ОП 6-й км железной дороги Агрыз—Ижевск в Малопургинском р-не 1 VI 1983.Одиночный экземпляр собран также на крупнощебнистой насыпи грузовой ж.-д. ветки у ст. Яр (24 VI 1983). М. Г. Попов (1937) отметил этот вид для Крыма и Кавказа. В качестве заносного для Ленинградской обл. приведен Н. Н. Цвелевым (1981).

Polygonum angustifolium Pall. — Единичный цетущий экземпляр был найден между ж.-д. путями ст. Ягул 5 VI 1983. Растение достигало 0.5 м высоты, интенсивно ветвилось. Для европейской части СССР вид указывается впервые. Распространен в степях Даурии, Дальнего Востока, Монголии (Комаров, 1936).

P. kitaibelianum Sadl. — В Удмуртии единичные экземпляры данного вида собраны на ж.-д. станциях Заводская (1 VII 1983), Ягул (11 IX 1983) и на ж.-д. насыпи у ст. Яр (22 VI 1983). Обычен на южном побережье Крыма, изредка заносится на юг Украины (Цвелев, 1978). Недавно В. Мотекайтите нашла его в качестве заносного в Литве (Ю. Д. Гусев, личное сообщение).

Puccinellia dolicholepis V. Krecz. — Несколько цветущих особей мы обнаружили на ж.-д. ст. Вавож (18 VIII 1983). Растение засоленных почв.

Rumex triangulivalvis (Danser) Rech. fil. — В Удмуртии этот вид найден трижды. Первые два цветущих экземпляра 0.6 м выс. встречены в 3 км западнее ст. Кузьма в выемке между ж.-д. путями (10 VI 1983). Затем на ж.-д. ст. Яр (20 VI 1983) обнаружена небольшая группа растений этого вида из 10—15 особей с несозревшими плодами. Еще один экземпляр со зрелыми плодами собран 21 VII 1983 на ж.-д. насыпи у ст. Кама. Родина — Северная Америка. Впервые в СССР этот вид был указан Цвелевым (1977) для Ленинградской обл. Кроме того, он известен также из Латвии (А. Е. Бородина, личное сообщение).

Vicia megalotropis Ledeb. — Небольшая группа растений указываемого вида обнаружена в фазе цветения на ж.-д. насыпи в 5 км западнее ст. Глазов (18 VI 1983). Распространен на Урале (Суксун, Вишера), в Сибири, на Дальнем Востоке (Федченко, 1948).

Все вышеперечисленные виды растений хранятся в Гербарии кафедры ботаники и физиологии растений УдГУ. Наши находки, несомненно, представляют интерес в ботанико-географическом отношении. Мы уверены, что при более внимательном изучении железных дорог почти все эти растения могут быть найдены и в соседних с Удмуртией республиках и областях.

Автор выражает благодарность Н. Н. Цвелеву, Ю. Д. Гусеву, В. М. Виноградовой, Т. Г. Леоновой, А. О. Хааре и другим сотрудникам БИНа за оказанную помощь в определении растений.

ЛИТЕРАТУРА

Вынаев Г. В., Третьяков Д. И. О классификации антропофитов и новых для флоры БССР индуцированных видов растений. — В кн.: Ботаника (исследования). Минск: Наука и техника, 1979, вып. 21, с. 62—73. — *Вьюкова Н. А.* Новые материалы к характеристике адвентивной флоры Липецкой области. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1983, т. 88, вып. 1, с. 128—133. — *Гусев Ю. Д.* Новые данные по адвентивной флоре Ленинградской и соседних областей. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 4, с. 586—589. — *Гусев Ю. Д.* Новые сведения по адвентивной флоре разных областей таежной зоны европейской части СССР. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 2, с. 249—255. — *Димитриев А. В., Ильминских Н. Г.* Новые заносные растения во флоре Чувашии. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 7, с. 1007—1008. — *Ильин М. М.* Сем. Маревые — *Chenopodiaceae* Less. — В кн.: Флора СССР. Т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 2—354. — *Ильминских Н. Г., Димитриев А. В., Мильчаков Л. В.* О некоторых редких и новых адвентивных растениях во флоре Волжско-Камского края. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 8, с. 1221—1224. — *Комаров В. Л.* Род Горец — *Polygonum* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 394—701. — *Котов М. И., Карнаух Е. Д.* О нахождении в СССР нового адвентивного растения — *Collomia linearis* Nutt. — Бот. журн., СССР, 1945, т. 30, № 4, с. 185—186. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР, 9-е изд. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Малышева В. Г.* К адвентивной флоре Калининской области. — В кн.: Экология растений южной тайги. Калинин: Изд-во Калинин. гос. ун-та, 1979, с. 48—54. — *Малышева В. Г.* О появлении новых заносных растений в Калининской области. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 10, с. 1435—1439. — *Нечаева Т. И.* К познанию адвентивной флоры Владивостока. — Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1976, вып. 102, с. 40—44. — *Никитин В. В.* Сорные растения СССР. Л.: Наука, 1983. 454 с. — *Октябрева Н. Б.*, *Тихомиров В. Н.*, *Чичев А. В.* Новые материалы к характеристике адвентивной флоры Московской области. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1978, № 12 (180), с. 89—94. — *Определитель* высших растений Крыма. Л.: Наука, 1972. 552 с. — *Определитель* растений Татарской АССР. Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та, 1979. 372 с. — *Поляков П. П.* Род Полынь — *Artemisia* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 26. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 425—631. — *Попов М. Г.* Сем. Маковые — *Papaveraceae* Juss. — В кн.: Флора СССР. Т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937, с. 573—717. — *Протопопова В. В.* Адвентивні рослині лісостепу і степу України. Київ: Наук. думка, 1973. 192 с. — *Станков С. С.*, *Талиев В. И.* Определитель высших растений европейской части СССР. М.: Сов. наука, 1949, 1151 с. — *Федченко Б. А.* Род горошек — *Vicia* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 13. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948, с. 406—475. — *Цвелев Н. Н.* О некоторых более редких растениях Ленинградской области. — Нов. сист. высш. раст., 1973, т. 10, с. 361—365. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Цвелев Н. Н.* О некоторых адвентивных растениях Ленинградской области. — Нов. сист. высш. раст., 1977, т. 14, с. 244—255. — *Цвелев Н. Н.* О видах секции *Polygonum* рода *Polygonum* L. в европейской части СССР. — Нов. сист. высш. раст., 1978, т. 15, с. 128—142. — *Цвелев Н. Н.* О некоторых редких и заносных растениях европейской части СССР, 2. — Нов. сист. высш. раст., 1981, т. 18, с. 247—257. — *Шишкин Б. К.* Сем. Зонтичные — *Umbelliferae* Moris. — В кн.: Флора СССР. Т. 16. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 36—584. — *Шулц А. А.* Адвентивная флора на территории железнодорожных узлов г. Риги. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 10, с. 1445—1454. — *Шулц А. А.* Адвентивная флора г. Риги. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 10, с. 1513—1523.

Удмуртский государственный университет,
Ижевск.

Поступило 19 IV 1984.

УДК 581.9 (—925.16) Бот. журн., т. 70, № 2

Б. И. Дулепова, Н. В. Уманская, В. Г. Филиппов

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ДАУРСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

DULEPOVA B. I., UMANSKAYA N. V., FILIPPOV V. G. FLORISTIC FINDINGS IN DAURSKAYA FOREST-STEPPE

Сообщается о новых местонахождениях редких для Даурии (Восточное Забайкалье) видов сосудистых растений. Один вид — *Circaea lutetiana* — приводится впервые для этого района.

Экспедиционные исследования растительности, проведенные нами в 1981—1982 гг. в Нерчинско-Заводской и Агинской лесостепи, позволили выявить здесь несколько новых местонахождений редких для этой территории видов.

Circaea lutetiana L. — Новый для Забайкалья вид. Ближайшее изолированное его местонахождение — в Средней Сибири на р. Бирюсе («Флора Центральной Сибири», 1979). Мы встретили довольно обширные заросли этого вида в тенистом сыром ольховнике в долине р. Ишага, притока Аргуни, в пределах Нерчинско-Заводского р-на. Здесь же в прибрежных зарослях кустарников собраны гербарные образцы двух других очень редких для Даурии видов, известных только из одного местонахождения, — *Cardamine macrophylla* Willd. и *Thalictrum sparsiflorum* Turcz. ex Fisch. et Mey., а также целый ряд относительно редких для Забайкалья растений: *Cimicifuga simplex*, *Scutellaria dependens*, *Galium davuricum*, *Rhamnus davurica*, *Impatiens noli-tangere*, *Circaea alpina*, *Athyrium filix-femina*.

Zizania latifolia (Griseb.) Stapf. — Маньчжурский вид, известный в Даурии только из двух местонахождений по р. Аргуни («Флора Центральной Сибири», 1979). Мы встретили небольшие заросли его в заводях этой реки у сел Олочи и Ишага, а также значительные по площади кувшинково-цицаниевые сообщества в старице у с. Аргунск, что свидетельствует о более широком распространении этого вида в пойме левобережья Аргуни, чем было известно ранее.

Brachyactis ciliata (Ledeb.) Ledeb. (=*Erigeron ciliatus* Ledeb.). Вид локальных биотопов, встречающийся на солончаках. В Даурии очень редок. Мы собрали его на солончаковатой отмели оз. Бильчир у с. Сахюрта Агинского р-на вместе с *Atriplex laevis*, *Suaeda corniculata* и другими галофитами.

Corispermum elongatum Bunge. — Спорадически встречающийся вид, пропускавшийся коллекторами. Мы собрали его в парковом ильмовнике с *Ulmus pumila* на юго-восточном песчаном горном склоне у с. Урдо-Ага Агинского р-на.

Diarthron linifolium Turcz. — Маньчжурский вид с крайне ограниченным распространением на территории Даурии. Найден в небольшом числе экземпляров в абрикосово-ильмовых полузарослях со степным леспедецево-полынным травостоем (Armeniaca sibirica+Ulmus macrocarpa — Lespedeza hedysaroides+Artemisia gmelinii+A. frigida) в окрестностях с. Будулан Агинского р-на на крутом каменистом юго-восточном склоне невысокой сопки. Ранее отмечался лишь в двух местах Нерчинского р-на.

Glycyrrhiza uralensis Fisch. — Редкий в Даурии вид, находящийся на грани уничтожения, так как является одним из наиболее популярных лекарственных растений в народной бурятской медицине. Приводился для самой южной степной части Даурии, примыкающей к территории Монголии. Мы отметили небольшие популяции этого вида у с. Будулан в составе степного травостоя ильмовых полузарослей и вблизи Цасучейского моста на левом высоком берегу р. Онон в вострецово-ковыльной солонцеватой степи.

Гербарные образцы всех упомянутых здесь видов хранятся в гербарии им. М. Г. Попова при лаборатории систематики и флористики Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР и в гербарии Педагогического института в г. Чите.

ЛИТЕРАТУРА

Пешкова Г. А. Степная флора Байкальской Сибири. М.: Наука, 1972. 207 с. — *Флора* Центральной Сибири, т. 1. Новосибирск: Наука, 1979. 536 с.

Педагогический институт,
Чита.

Поступило 28 XI 1983.

УДК 582.542+582.001.4

Бот. журн., т. 70, № 2

А. Е. Кожевников

CAREX TEGULATA (CYPERACEAE) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ СССР

A. E. KOZHEVNIKOV. *CAREX TEGULATA (CYPERACEAE)* — A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE USSR

Сообщается о произрастании в Приморском крае нового для флоры СССР вида *Carex tegulata* из секции *Acutae*. Освещены наиболее интересные морфологические особенности вида в связи с выяснением его родственных отношений в секции.

В переданных нам В. Ю. Баркаловым сборах осок из Октябрьского р-на Приморского края оказались экземпляры нового для флоры СССР вида *Carex tegulata* Lévl. et Vaniot, известного ранее лишь с п-ова Корея (Ohwi, 1936). Растения были собраны в долине р. Раздольной, примерно в 20 км к востоку от государственной границы с КНР: «. . . окр. пос. Чернятино, на берегу р. Раздольная, массово, 27 VI 1982».

Образец хранится в Гербарии Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (БПИ, VLA). Цитированное местонахождение является самым северным в ареале этого вида.

C. tegulata принадлежит к секции *Acutae* (Carey) Christ, включающей на советском Дальнем Востоке около 20 видов. Вид характеризуется редкой для видов этой секции жизненной формой — образует более или менее плотные дерновины, от которых отходят длинные горизонтальные ползучие побеги.

В прилегающих к территории СССР районах Юго-Восточной Азии — Северо-Восточный Китай, п-ов Корея и Япония — можно выделить лишь небольшую группу близких видов — *C. aphyllopus* Kük., *C. cinerascens* Kük. (incl. *C. micrantha* Kük.), *C. humbertiana* Ohwi и *C. impura* Ohwi, характеризующихся сходной с *C. tegulata* жизненной формой, а также рядом общих признаков — вниз завернутыми по краю листьями, голыми мешочками и др. (Ohwi, 1936). На Дальнем Востоке СССР, как и в Северо-Восточном Китае, из перечисленных видов известна только *C. cinerascens*, тогда как остальные виды, в том числе и *C. tegulata*, встречаются лишь на п-ове Корея или в Японии (Ohwi, 1936; Kitagawa, 1979; Ворошилов, 1982).

Среди рассматриваемых видов *C. tegulata* стоит достаточно обособленно вследствие наличия у нее сильно вздутых (особенно в зрелом состоянии) мешочков, плотно прилегающих друг к другу и почти скрывающих более короткие кроющие чешуи. Кроме того, от *C. aphyllopus*, *C. humbertiana* и *C. impura*, имеющих мешочки 3—3.5 мм дл., с 2—5 тонкими жилками, *C. tegulata* отличается более мелкими мешочками 2—2.5 мм дл. и отсутствием на них жилок. По указанным признакам *C. tegulata* стоит ближе к *C. cinerascens*, у которого мешочки без жилок 2—3 мм дл.

Таким образом, из всех известных на обследованной территории видов секции *Acutae* к *C. tegulata* наиболее близка *C. cinerascens*. Рядом помещает эти виды в своей системе Т. Koyama (1962). Одновременно необходимо отметить, что наличие сильно вздутых мешочков у *C. tegulata* также является весьма редкой и интересной особенностью для осок секции *Acutae*, присущей еще только *C. schmidtii* Meinsh. и *C. squamigera* V. Krecz. et Lucznik. Однако у этих видов кроющие чешуи длиннее мешочков и хорошо заметны, а кроме того, иная жизненная форма — кочки или плотные дерновины (без горизонтальных ползучих побегов).

Считаем уместным привести номенклатурную цитату и краткое описание нового для нашей флоры вида осоки.

C. tegulata Lévl. et Vaniot, 1902, Bull. Acad. Intern. Géogr. Bot. (Le Mans), II : 306. — Осока черепитчатая.

Растение 15—40 см выс., формирует более или менее плотные дерновины, от которых отходят длинные горизонтальные ползучие побеги. Стебли кверху шероховатые, при основании со светло-бурыми или красновато-бурыми влагалищами. Листья плоские, 1.5—2.5 мм шир., более или менее равные стеблю. Общее соцветие (1.5) 3—6 (8) см дл., из 2—4 (5) расставленных колосков; нижний прицветный лист (0.6) 1.7—5 (7) см дл., без влагалища. Верхние 1(2) колоска тычиночные, (0.6) 1—2 см дл., 0.2—0.3 см шир.; чешуи бледно-коричневые. Нижние (1) 2—3 колоска пестичные, 0.5—1.5 см дл., 0.4—0.5 см шир., сидячие или нижний иногда на короткой ножке, до 0.5—0.7 см дл., прямые, плотные; чешуи светло-коричневые, короче мешочков. Мешочки вздуто-двояковыпуклые, 2—2.3 мм дл., 1.3—1.5 мм шир., светло-коричневые, кверху нередко буроватые, без жилок, по краю гладкие, голые, наверху быстро переходят в цельный, несколько вдавленный, едва выраженный буроватый носик до 0.05 мм дл. Орешки 1.5—1.7 мм дл., 1.1—1.3 мм шир.

Обитает на сырых лугах по берегам рек. Цв. VI; пл. VII.

Распространение: Дальний Восток СССР (юг Приморского края), п-ов Корея. Описан с п-ова Корея.

Новое местонахождение *C. tegulata* отстоит почти на 200 км к северу от п-ова Корея, однако обильное произрастание вида в месте сбора свидетельствует о нормальном состоянии популяции и позволяет предполагать его произрастание в прилегающих районах по долине р. Раздольной как в Приморском крае, так и на территории Северо-Восточного Китая.

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. Сем. *Cyperaceae.* — В кн.: Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982, с. 95—138. — *Kitagawa M. Cyperaceae.* — In: Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz: J. Cramer, 1979, p. 117—156. — *Koyama T.* Classification of the family *Cyperaceae* (2). — J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, 1962, ser. 3, Bot., vol. 8, pt 4—7, p. 149—278. — *Ohwi J. Cyperaceae* Japonicae, 1. — Mem. Col. Sci. Kyoto Univ., 1936, ser. B, vol. 11, N 5, p. 229—530.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Поступило 30 III 1984.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7; 582.4/.9 (571.6)

В. Н. Стародубцев

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ НЕКОТОРЫХ СЕМЕЙСТВ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА СССР

STARODUBTSEV V. N. CHROMOSOME NUMBERS IN THE REPRESENTATIVES OF SOME FAMILIES FROM THE SOVIET FAR EAST

Asparagaceae

Asparagus schoberioides Kunth, 2n=20. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1983 г., № 8301.[1]

Caprifoliaceae

Sambucus sibirica Nakai, 2n=36. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1978 г., № 7803.

Chloranthaceae

Chloranthus japonicus Siebold, 2n=30. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1983 г., № 8310.

Dioscoreaceae

Dioscorea nipponica Makino, 2n=56. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1983 г., № 8324.

Euphorbiaceae

Euphorbia discolor Ledeb., 2n=30. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1983 г., № 8306.

E. savaryi Kiss, 2n=20. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1983 г., № 8307.

Fabaceae

Lathyrus davidii Hance, 2n=14. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1983 г., № 8313.

L. humilis (Ser.) Spreng., 2n=14. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1983 г., № 8311.

L. komarovii Ohwi, 2n=14. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1983 г., № 8312.

---

[1] Все процитированные образцы хранятся в Гербарии Ботанического сада ДВНЦ АН СССР, г. Владивосток.

Gentianaceae

Gentiana zollingeri Fawc., 2n=20. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1983 г., № 8320.

Lamiaceae

Lamium barbatum Siebold et Zucc., 2n=18. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1983 г., № 8332.

Liliaceae

Fritillaria camschatcensis (L.) Ker-Gawl., 2n=24. Камчатская обл., Елизовский р-н, близ пос. Коряки, Стародубцев, 1981 г., № 8156.

F. ussuriensis Maxim., 2n=24. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1982 г., № 8237.

Hemerocallis middendorfii Trautv. et Mey., 2n=22. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1978 г., № 789.

Oleaceae

Fraxinus mandshurica Rupr., 2n=48. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1983 г., № 8342.

Paeoniaceae

Paeonia obovata Maxim., 2n=10. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1983 г., № 832.

Polemoniaceae

Polemonium racemosum (Regel) Kitam., 2n=18. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1983 г., № 8316.

Primulaceae

Primula patens (Turcz.) E. Busch, 2n=22, 24. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1983 г., № 8340.

Ranunculaceae

Adonis amurensis Regel et Radde, 2n=16. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1980 г., № 8013, Сахалинская обл., о. Сахалин, близ Южно-Сахалинска, по р. Еланьке, Недолужко, Стародубцев, 1980 г., № 8022.

Ranunculus grandis Honda, 2n=28. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1983 г., № 8338.

R. ussuriensis Kom., 2n=16. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1983 г., № 8335.

Shibateranthis stellata (Maxim.) Nakai, 2n=14. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1979 г., № 7914.

Scrophulariaceae

Pedicularis resupinata L., 2n=16. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1983 г., № 8332.

Valerianaceae

Valeriana fauriei Briq., 2n=48. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1982 г., № 8207.

Violaceae

Viola acuminata Ledeb., 2n=20, 20+B, 20+2B. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1983 г., № 8325.

V. mandshurica W. Beck., 2n=48. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1983 г., № 8322.

V. orientalis (Maxim.) W. Beck., 2n=12. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1983 г., № 8330.

V. pacifica Juz., 2n=24. Приморский край, Владивосток, долина р. Малой Седанки, Стародубцев, 1979 г., № 7914.

Ботанический сад ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 16 XI 1983.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) : 582.34

ПАМЯТИ ЛИДИИ ИВАНОВНЫ САВИЧ-ЛЮБИЦКОЙ (1886—1982)

L. V. BARDUNOV, A. F. BACZURINA, R. N. SCHLYAKOV. IN MEMORIAL OF LIDIYA IVANOVNA SAVICZ-LYUBITSKAYA (1886—1982)

18 сентября 1982 г. на 96-м году жизни скончалась старейший советский бриолог, бывшая заведующая бриологическим сектором Отдела споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), доктор биологических наук, профессор Лидия Ивановна Савич-Любицкая. В истории советской ботаники ей принадлежит особое место. С полным правом Л. И. может и должна быть названа основателем советской бриологии. Большинство бриологов нашей страны — ученики Л. И. в прямом смысле слова или ученики ее учеников.

В сущности Л. И. — первый профессиональный русский бриолог. Исследователи, занимавшиеся изучением мохообразных в России до нее, обращались к этой группе растений обычно лишь более или менее эпизодически. Среди них были и такие крупные ученые, как И. А. Вейнман, Г. Г. Борщов, И. Н. Горожанкин, С. Г. Навашин, А. А. Еленкин, А. А. Сапегин. Несмотря на существенный вклад, внесенный ими в изучение мохообразных, все же вряд ли всех их можно считать полностью бриологами. Большинство этих исследователей со временем отошли от изучения бриофитов, переключившись на другие группы растений. Однако их работы пробудили интерес к бриологии, привели к пониманию того, что бриология — самостоятельная отрасль ботаники, требующая соответствующей специализации и оформления в штате. Таким первым штатным бриологом в Академии наук и стала Л. И. В 1912 г. по инициативе В. Г. Траншеля и по рекомендации В. Л. Комарова она была зачислена в Ботанический музей специально для работы в области бриологии.

Лидия Ивановна родилась 24 октября [1] (по новому стилю) 1886 г. в Двинске (ныне г. Даугавпилс Латвийской ССР) в семье преподавателя. В 1905 г. Л. И. окончила Минскую гимназию с серебряной медалью. Некоторое время она преподавала в женской прогимназии и в мужском 6-классном училище, а в 1908 г. поступила на Высшие женские естественно-научные курсы в Петербурге. Одновременно, с декабря 1908 г., Л. И. стала работать в качестве препаратора в Камчатской экспедиции. Здесь ее основной обязанностью было упорядочение бриологических материалов.

В 1913 г. Л. И., не оставляя работы в Ботаническом музее, начала работать также в Ботаническом саду, и вся ее дальнейшая научная деятельность проходила в этих двух учреждениях, впоследствии слившихся в Ботанический институт АН СССР.

Трудно переоценить вклад, сделанный Л. И. в развитие советской бриологии. Он охватывает почти весь круг вопросов, связанных с изучением мохообразных, — от флоры и систематики до физиологии, биохимии и хозяйственного использования. В постановке и решении многих вопросов бриологии в нашей стране Л. И. принадлежит первенство.

---

[1] При составлении биографической части настоящего очерка авторы широко пользовались рукописью автобиографии Л. И. Савич-Любицкой, написанной ею в последние годы жизни.

При всей широте интересов, доступной лишь ученому, обладающему большой эрудицией, вопросы флористико-систематического направления всегда были главными в работе Л. И. И прежде всего, и больше всего Л. И. была флористом.

Л. И. много путешествовала, наблюдая бриофиты в природе и собирая их в различных районах Советского Союза — в Карелии, на Кольском п-ове, Северном Кавказе, в Крыму, в средней полосе и на севере европейской части СССР. Особенного внимания заслуживает ее арктическая экспедиция 1935 г., во время которой она провела бриологическое обследование Новой Земли и островов Вайгач и Колгуев.

Большое значение в деятельности Л. И. имело определение коллекций мохообразных, собранных другими исследователями. Уже то, что в БИНе появились бриологи (сначала только одна Л. И., а потом бриологический сектор Отдела споровых растений) резко повысило интерес к изучению и сбору мохообразных со стороны ботаников разных профилей, прежде всего геоботаников. Раньше бриологические коллекции для обработки чаще всего отправляли за границу, а после определения не всегда полностью возвращались отправителю. С появлением «бриологического центра» положение в корне изменилось: сборы мохообразных стали сосредоточиваться в БИНе, в руках квалифицированных и заинтересованных специалистов. Эти сборы, а также сборы Л. И. заложили основы гербария мохообразных Советского Союза. База для него начала создаваться с начала века в Ботаническом саду и музее Академии наук. Но особенно интенсивно гербарий мохообразных стал формироваться с момента появления в штате Л. И. Объединение обоих ботанических учреждений в институт (в 1931 г.) способствовало росту гербария. Большое значение имели также обмен коллекциями с зарубежными гербариями, активно проводимый Л. И., и предпринятое ею издание эксикат.

В настоящее время гербарий мохообразных БИНа — самый крупный в пределах Советского Союза и один из крупнейших в мире. Главная заслуга в его создании принадлежит Л. И. Савич-Любицкой.

Районы, из которых поступали на обработку коллекции мохообразных, охватывали почти всю территорию Советского Союза. Через руки Л. И. проходили и материалы, собранные за пределами нашей страны. Так, например, совместно с В. Ф. Бротерусом она обработала коллекцию А. А. Еленкина, собранную им в Монголии во время путешествия в Восточный Саян и Монголию, предпринятого вместе с В. Л. Комаровым в 1902 г.

Совместно с З. Н. Смирновой Л. И. много сил и внимания уделяла обработке мохообразных, собранных участниками советских антарктических экспедиций в Восточной Антарктиде. Итогам этих обработок явилась серия интереснейших статей, посвященных видовому составу (включая описания новых для науки видов) антарктических мхов, их экологии, биологии, географическому распространению.

По существу почти все Л. И. начинала с нуля: флора мхов России к началу ее научной деятельности представляла собою почти сплошное «белое пятно». Сводка мохообразных Российской империи, составленная И. А. Вейнманом в середине прошлого века, в первой четверти XX в. имела уже скорее историческое значение, чем реальную ценность. Работы Л. И. заложили основы планомерного изучения бриофлоры СССР.

Первые печатные работы Л. И. появились в 1914 г. Одна из них была посвящена изучению лишайников, другая — мхам. Через год была напечатана еще одна лихенологическая статья Л. И., но впоследствии изучением лишайников она не занималась.

Первая бриологическая статья Л. И. «Мох *Leucobryum glaucum* (L.) Schimp. и его формы. Критико-монографическое исследование» (1914) была выполнена под руководством А. А. Еленкина. Доскональный учет и критический анализ всего имеющегося материала, как литературного, так и гербарного, тщательно взвешенные и глубоко продуманные выводы были характерными чертами этой работы, как и всех последующих.

На основе обработки своих экспедиционных сборов и присылаемых другими исследователями из различных районов Советского Союза Л. И. опубликовала большое количество статей, посвященных изучению моховых флор многих регионов нашей страны. Это были списки видов, часто очень подробные, с ценными критическими примечаниями, с материалами по экологии, сообщения об интересных флористических новинках, описания новых видов, заметки по систематике или номенклатуре ряда видов. Публиковала Л. И. и рецензии.

В годы Великой Отечественной войны в центре внимания Л. И. — помощь фронту. Все свои силы она сосредоточила на практическом использовании мхов, главным образом на применении сфагнов в качестве перевязочных средств. Еще в 1939—1940 гг. Л. И. в содружестве с врачами ленинградской больницы «В память 25-го Октября» начала проводить эксперименты в этом направлении, и к началу войны уже был накоплен достаточный опыт, что существенно облегчило переход к массовому применению сфагновых повязок.

Работы Л. И. значительно продвигали вперед изучение флоры мохообразных Советского Союза. Первоначально разрозненные, мало связанные между собою сведения постепенно обретали все бóльшую полноту и целостность. Стал возможен переход к обобщающим работам. Первыми крупными обобщениями были «Торфяные мхи европейской части СССР» (1936) и написанный в соавторстве с К. И. Ладыженской «Определитель печеночных мхов Севера европейской части СССР» (1936). Затем появились 2 посвященных мхам тома «Флоры споровых растений СССР» (1952 и 1954), а также работа монографического характера «Обзор рода *Bryum* Hedw. в СССР» (1954).

Том I «Флоры споровых растений СССР» содержит обработку рода *Sphagnum*, а том III — подкласса андреевых мхов и первых по принятой во «Флоре» системе семейств из подкласса бриевых мхов, в том числе выполненную Л. И. обработку довольно крупного сем. *Polytrichaceae*. Оба тома содержат обширные «Общие части» — подробные, многосторонние характеристики всех трех подклассов листостебельных мхов, в том числе данные по биохимии сфагнов и обзор ископаемых бриофитов. В столь расширенном виде они были написаны в связи с отсутствием справочной литературы по листостебельным мхам и вообще мохообразным и до сих пор продолжают играть важную роль в ознакомлении со строением, биологией и филогенией бриофитов, в особенности листостебельных мхов. Не меньшее значение имеют и специальные части обоих томов, содержащие монографические обработки сфагнов и политриховых. Оба тома были с большим интересом встречены отечественными и зарубежными бриологами и получили заслуженно высокую оценку. Отмечая ценность I тома не только для ботаников, но и для практических работников сельского и лесного хозяйства, А. А. Корчагин, в частности, писал: «Другой такой полной, всесторонней критической сводки по сфагновым мхам нет ни в нашей отечественной, ни в зарубежной литературе» (Бот. журн., 1952, т. 37, № 6, с. 870). Очень высоко оценил эти работы крупный американский бриолог W. C. Steere.

Особого рассмотрения заслуживает работа Л. И., посвященная роду *Bryum*. Это один из наиболее обширных и наиболее сложных родов во всем отделе мохообразных, содержащий около 800 видов. Обработка его представляла большие трудности, связанные с отсутствием в гербариях СССР типового материала по очень многим видам, в том числе описанным с территории нашей страны и эндемичным для нее, а также с крайне запутанной синонимикой. Л. И. преодолела эти трудности, создав ценную сводку, во многом не потерявшую значения и в настоящее время.

Несколько позже появились еще 2 крупных обобщающих сводки, выполненные при ведущей роли Л. И. и под ее непосредственным руководством: «Определитель листостебельных мхов Арктики СССР» (1961) и «Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи». На основе I тома «Флоры споровых растений СССР» в соавторстве с З. Н. Смирновой был подготовлен «Определитель сфагновых мхов СССР» (1968).

Все эти работы имели и продолжают иметь большое значение и как сводки, подводящие итог определенному этапу изучения бриофлоры СССР, и одновременно как руководства для определения мхов.

Создание «Определителей мхов» потребовало значительной исследовательской работы и было связано с рядом трудностей, поскольку полной «Флоры мхов СССР» все еще нет, а немногочисленные региональные сводки — в большинстве случаев «Конспекты флор», не содержащие морфологических характеристик видов. По степени и масштабам критической проработки материала названные «Определители» приближаются к «Флорам».

Л. И. всегда была в курсе теоретических исследований, выполняемых советскими и зарубежными бриологами. Из ее собственных работ такого направления надо отметить написанную совместно со Смирновой статью, посвященную проблеме вида у мохообразных. Обобщив богатейший личный опыт многолетней исследовательской работы, проанализировав литературные материалы, авторы нарисовали четкую картину основных черт вида в этой группе растений. Они показали, что в наиболее существенных моментах вид бриофитов аналогичен виду остальных групп высших растений, но имеет и свою специфику: большую консервативность систематических признаков, широкую приспособляемость, обширные, часто дизъюнктивные ареалы. Важной чертой мохообразных является высокий возраст, присущий не только всей группе в целом, но и очень многим ныне существующим видам.

Огромные трудолюбие и трудоспособность, всегда отличавшие Л. И., не изменили ей до последних лет жизни. Выйдя в 1963 г. в возрасте 77 лет на пенсию, она продолжала интенсивно и продуктивно работать, сначала в качестве консультанта, а затем — на общественных началах. Именно в эти годы была подготовлена значительная часть обоих всесоюзных «Определителей» и написано большинство статей по антарктическим мхам. Продолжала работать Л. И. и позднее, когда в 1975 г. в связи с ухудшившимся состоянием здоровья она переехала в Дом-пансионат ветеранов науки в г. Пушкине.

Последняя статья, подводящая итоги изучения флоры мхов Восточной Антарктиды, написана Л. И. в возрасте 90 лет! Но и эта статья не положила предела работе Л. И. Несмотря на резкое ослабление зрения (в последние годы — почти полную его потерю), она продолжала работать, пользуясь сильной лупой. Со свойственной ей аккуратностью и тщательностью, обращаясь к необходимым документам, Л. И. написала автобиографию, доведя ее почти до последних месяцев жизни.

Родина высоко оценила заслуги Л. И. Она награждена орденами Ленина и Трудового Красного Знамени, медалями «За оборону Ленинграда», «За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941—1945 гг.». Работы ее не раз отмечались грамотами и премиями.

Л. И. Савич-Любицкая была не только крупным ученым, но и замечательным человеком. Добросердечность в отношениях, дружеское расположение, постоянная забота о людях были неотъемлемыми чертами ее характера. Помощь и внимание с ее стороны получали все приезжавшие в Ленинград бриологи — и советские, и зарубежные. Л. И. никогда не жалела для них времени. Она всегда была проста и ровна в обращении, неизменно доброжелательна.

Выдающийся ученый и прекрасный, большой души человек — такой была Л. И. Савич-Любицкая, и такой она останется в наших сердцах.

ДОПОЛНЕНИЕ К СПИСКУ ОПУБЛИКОВАННЫХ НАУЧНЫХ РАБОТ Л. И. САВИЧ-ЛЮБИЦКОЙ[2]

1956. Об издании гербария печеночных и листостебельных мхов СССР. — Бот. журн., т. 41, № 10, с. 1565—1568. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1957. Геологическая летопись мохообразных. — Тез. докл. Делегат. съезда Всес. бот. об-ва, вып. 5, с. 92—94. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Значение и использование торфа в сельском хозяйстве. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 96 с. (Совместно с О. Е. Фатчихиной).

О понимании вида у мохообразных. — Тез. докл. Делегат. съезда Всес. бот. об-ва, вып. 5, с. 95—97. (Совместно с З. Н. Смирновой).

Hepaticae et Musci URSS exsiccati / Ed. Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Decas I, p. 1—4.

---

[2] Работы Л. И. Савич-Любицкой, опубликованные или сданные в печать до 1956 г., приведены в статье А. Л. Абрамовой и З. Н. Смирновой «Л. И. Савич-Любицкая (к 70-летию со дня рождения)» (Бот. журн., 1956, т. 41, № 10, с. 1555—1564).

1958. Геологическая летопись мохообразных. — Бот. журн., т. 43, № 10, с. 1409—1417. (Совместно с И. И. Абрамовым).

Понятие о виде в бриологии. — В кн.: Проблема вида в ботанике, т. I, М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 102—129. (Совместно с З. Н. Смирновой).

1959. Новый вид рода *Bryum* Hedw. из оазиса Бангера. — Информ. бюл. Сов. антаркт. экспед., № 7, с. 34—39. (Совместно с З. Н. Смирновой).

The geological annales of *Bryophyta*. — Rev. Bryol. et Lichenol., t. 28, fasc. 3—4, p. 330—342. (With I. I. Abramov).

1960. Новая разновидность *Bryum korotkevicziae* Sav.-Ljub. et Z. Smirn. — Информ. бюл. Сов. антаркт. экспед., № 17, с. 25—27. (Совместно с З. Н. Смирновой).

1961. Заметка о *Barbula gigantea* Funck и *Trichostomum cuspidatissimum* Card. et Thér. — Бот. матер. отд. спор. раст. БИН АН СССР, т. 14, с. 262—267.

Материалы для бриофлоры Саян. — Тр. БИН АН СССР, сер. V, вып. 9, с. 364—381.

Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 714 л. (Совместно с А. Л. Абрамовой и З. Н. Смирновой).

On the modes of reproduction of *Sarconeurum glaciale* (Hook. fil. et Wils.) Card. et Bryhn an endemic moss of the Antarctica. — Rev. Bryol. et Lichenol., t. 30, fasc. 3—4, p. 216—222. (With Z. N. Smirnova).

1962. Сфагнум магелланский (*Sphagnum magellanicum* Brid.). — В кн.: Атлас лекарственных растений СССР. М.: Изд-во мед. лит., с. 546—547.

Эндем Антарктиды — мох *Sarconeurum glaciale* (Hook. fil. et Wils.) Card. et Bryhn. — В кн.: Исследования фауны морей, т. 1 (9). М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 295—309. (Совместно с З. Н. Смирновой).

Hepaticae et Musci URSS exsiccati / Ed. Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Decas XII, p. 1—4.

1963. К биологии и географии *Bryoerythrophyllum recurvirostre* (Hedw.) Chen — нового вида для бриофлоры Антарктиды. — Бот. журн., т. 48, № 3, с. 350—361. (Совместно с З. Н. Смирновой).

О представителях рода *Pottia* Fuernr. в Антарктиде. — Бот. матер. отд. спор. раст. БИН АН СССР, т. 16, с. 188—195. (Совместно с З. Н. Смирновой).

Тип *Bryopsida* — мохообразные. — В кн.: Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. М.: Изд-во АН СССР, с. 344—414. (Совместно с И. И. Абрамовым).

1964. Глубоководный представитель рода *Plagiothecium* Br. et Sch. в Антарктиде. — Информ. бюл. Сов. антаркт. экспед., № 49, с. 33—39. (Совместно с З. Н. Смирновой).

Заметка о *Bryum argenteum* Hedw. из Антарктиды.—Нов. сист. низш. раст., с. 292—301 (Совместно с З. Н. Смирновой).

Новый вид для бриофлоры СССР — *Barbula johansenii* Williams. — Нов. сист. низш. раст., с. 286—292.

1965. Дополнения к статье «О представителях рода *Pottia* Fuernr. в Антарктиде». — Нов. сист. низш. раст., с. 258—259. (Совместно с З. Н. Смирновой).

К номенклатуре *Tortula scabrinervis* Lazar. из Средней Азии. Нов. сист. низш. раст., с. 251.

Новые данные о *Barbula perobtusa* (Broth.) Chen. — Нов. сист. низш. раст., с. 245—250.

Grimmia antarctici Card. из Восточной Антарктиды. — Нов. сист. низш. раст., с. 251—257. (Совместно с З. Н. Смирновой).

1966. Об изменениях названий некоторых мхов. — Нов. сист. низш. раст., с. 330—332.

1968. Номенклатурные заметки по сем. *Grimmiaceae*. — Нов. сист. низш. раст., с. 288. (Совместно с З. Н. Смирновой).

Определитель сфагновых мхов СССР. Л.: Наука, 112 с. (Совместно с З. Н. Смирновой).

1969. Мхи из Восточной Антарктиды. — В кн.: Атлас Антарктиды, т. 2. Л.: Гидрометеоиздат, с. 484—487. (Совместно с З. Н. Смирновой).

1970. Заметка о *Lydiaea vlassovii* (Lazar.) Lazar. — Нов. сист. низш. раст., с. 245—247.

К номенклатуре некоторых листостебельных мхов. — Нов. сист. низш. раст., с. 247—248.

Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л.: Наука, 824 с. (Совместно с З. Н. Смирновой).

Grimmia doniana Sm. из Восточной Антарктиды. — Нов. сист. низш. раст., с. 249—253. (Совместно с З. Н. Смирновой).

Grimmia plagiopodia Hedw. из Восточной Антарктиды. — Информ. бюл. Сов. антаркт. экспед., № 80, с. 94—97. (Совместно с З. Н. Смирновой).

1971. Мох *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. из Восточной Антарктиды. — Информ. бюл. Сов. антаркт. экспед., № 82, с. 72—76. (Совместно с З. Н. Смирновой).

1972. Новые данные об экологии *Sphagnum orientale* L. Savicz и *Sphagnum perfoliatum* L. Savicz. — Бот. журн., т. 57, № 8, с. 989—993. (Совместно с А. Д. Смирновой).

Bryum algens Card. — наиболее распространенный мох Восточной Антарктиды. — Тр. Сов. антаркт. экспед., т. 60. Научные результаты работ Сов. антаркт. экспед., с. 328—344. (Совместно с З. Н. Смирновой).

1975. Воспоминания о Дмитрии Константиновиче Зерове. — В кн.: Флора, систематика, филогения растений. Киев: Наук. думка, с. 54—55.

1977. Заметка о роде *Saviczia* A. Abr. et I. Abr. (*Bryophyta*). — Бот. журн., т. 62, № 3, с. 438—440.

1978. Листостебельные мхи Восточной Антарктиды. — Бот. журн., т. 63, № 2, с. 272—290.

Л. В. Бардунов, А. Ф. Бачурина, Р. Н. Шляков.

Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО АН СССР, Иркутск,
Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев,
Полярно-Альпийский ботанический сад-институт
Кольского филиала АН СССР, Кировск.

Получено 10 V 1983.

УДК 92 : 581.9 (47+57)

Бот. журн., т. 70, № 2

ПАМЯТИ НИКОЛАЯ НИКОЛАЕВИЧА КЕЦХОВЕЛИ (1897—1982)

NAKHUTZRISCHVILI G. SH., CHANISHVILI Sh. Sh., GAGNIDZE R. I.
IN MEMORIAL NIKOLAYA NIKOLAEVICZA KETSKHOVELI (1897—1982)

Скончался видный грузинский ученый, писатель и общественный деятель, академик Академии наук Грузинской ССР, заслуженный деятель науки республики, лауреат Государственной премии Грузинской СССР имени Шота Руставели, директор Института ботаники Академии наук Грузинской ССР, член КПСС с 1940 г. Николай (Нико) Николаевич Кецховели. От нас ушел видный ученый, коммунист, замечательный гражданин и чуткий воспитатель.

Николай Николаевич Кецховели родился 26 декабря (по старому стилю) 1897 г. в с. Тквиави бывшего Горийского уезда. В 1907 г. Н. Н. поступил в Тбилисскую грузинскую гимназию, которую окончил в 1918 г. В 1918—1926 гг. он учился на естествоведческом отделении математико-естествоведческого факультета Тбилисского государственного университета. Со студенческих лет начинается его научная деятельность. В это время он публикует свой первый труд о биологии сорняков и борьбе с ними.[1]

---

[1] Список научных и научно-популярных трудов Н. Н. Кецховели опубликован (Нико Кецховели. Биобиблиография. Тбилиси: Мецниереба, 1978).

С 1923 г. Н. Н. работал препаратором, затем ассистентом кафедры ботаники Тбилисского государственного университета, а с 1932 г. до последних дней своей жизни был заведующим этой кафедрой.

В разное время Н. Н. руководил кафедрами ботаники Грузинского сельскохозяйственного института, Грузинского института субтропического хозяйства, Грузинского зоотехнического ветеринарного учебно-исследовательского института, возглавлял факультеты агробиологии Тбилисского педагогического института, биологии Тбилисского государственного университета.

В 1937 г. Н. Н. защитил докторскую диссертацию; в 1938 г. ему было присвоено звание профессора.

В 1934—1945 гг. Н. Н. являлся заместителем директора Института ботаники Грузинского филиала АН СССР, а затем Грузинского сельскохозяйственного института. В 1945 г. он был назначен ректором Тбилисского государственного университета.

В 1941 г. Н. Н. был избран действительным членом Академии наук Грузинской ССР, членом Президиума Академии. В 1942—1943 гг. он руководил сельскохозяйственным отделением Академии, а в 1943—1945 гг. являлся вице-президентом Академии наук республики. В 1957 г. Н. Н. избирается академиком-секретарем отделения биологии Академии наук Грузинской ССР, с 1963 г. был директором Института ботаники.

Н. Н. был ботаником широкого профиля, сфера его интересов охватывала проблемы геоботаники, ботанической географии, систематики растений, культурной флоры, вопросы истории ботаники.

Научные изыскания Н. Н. были всегда тесно связаны с интересами народного хозяйства республики. В этом отношении особенно большое значение имеет созданная им «Агрогеоботаническая карта Грузии», которая во многом способствовала определению перспектив сельскохозяйственного освоения территории республики.

С именем Н. Н. связаны многие достижения грузинской ботанической науки; особый вклад внес он в создание грузинской ботанической и сельскохозяйственной терминологии, многое сделал как член редакционной коллегии и автор статей Грузинской советской энциклопедии; он также активно участвовал в создании «Толкового словаря грузинского языка». Н. Н. был блестящим популяризатором научных знаний, автором нескольких школьных и вузовских учебников ботаники и биологии. Воспитание и обучение молодежи он считал одной из главнейших целей своей жизни. Еще в 14-летнем возрасте в журнале «Накадули» опубликовал он свой первый рассказ для детей и, начиная с этого времени и на протяжении всей жизни, с особой любовью и увлечением писал для детей.

Н. Н. был публицистом и опубликовал множество статей по самым различным актуальным вопросам.

Наряду с плодотворной научной, писательской и педагогической деятельностью Н. Н. вел активную общественно-политическую работу. В разное время он избирался членом Центрального Комитета компартии Грузии, членом Орджоникидзевского и Калининского райкомов партии Грузии г. Тбилиси, являлся депутатом Верховного Совета Грузинской ССР нескольких созывов, депутатом Тбилисского городского Совета народных депутатов.

В 1980 г. был избран почетным гражданином столицы республики.

Н. Н. был награжден тремя орденами Ленина, тремя орденами Трудового Красного Знамени, орденом «Знак Почета», медалями.

Г. Ш. Нахуцришвили, Ш. Ш. Чанишвили, Р. И. Гагнидзе.

Институт ботаники АН ГССР,
Тбилиси.

Поступило 19 XII 1983.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (476)

В. И. Парфенов. Флора Белорусского Полесья. — Минск: Наука и техника, 1983. 242 с. Т. 1000. Ц. 1 р. 40 к.

JU. R. SCHELYAG-SOSONKO, T. L. ANDRIENKO. *V. I. PARFENOV*. FLORA OF BYELORUSSIAN POLESYA, 1983.

В настоящее время изучение региональных флор заняло ведущее положение во флористике. Это вызвано как переходом на новый уровень флористических исследований, в частности применением метода конкретных флор и системного подхода, так и значительным антропогенным воздействием на флору, что обусловливает необходимость изучения ее динамики и охраны. Рецензируемая работа — первая хорошо изданная и иллюстрированная сводка по флоре интересного и малоизученного региона — Белорусского Полесья. Авторы рецензии в течение последних десяти лет проводили изучение растительности и флоры смежного, единого с Белорусским Полесьем в геоморфологическом отношении региона — Украинского Полесья. В этом плане монография В. И. Парфенова особенно интересна, так как дает возможность рассмотреть ряд общих вопросов в сравнительном ключе.

Прежде всего следует отметить актуальность работы, ее большое значение для познания растительного мира Полесья и хорошо продуманную структуру монографии, состоящей из 5 глав, списка литературы и помещенного в Приложении систематического списка видов сосудистых растений. Первые главы посвящены истории ботанического изучения Полесья по основным периодам и общей характеристике флоры. Этот фон для изложения дальнейшего материала подготовлен глубоко и последовательно. С нашей точки зрения, вызывает возражения лишь то, что автор принял не географическое понимание Полесья (в пределах Полесской низменности, т. е. подзоны широколиственно-сосновых лесов), а гидрологическое. При таком подходе его территория очерчивается границами бассейна р. Припяти и включает центральную часть подзоны грабово-дубово-темнохвойных лесов, которая доходит до Минска. Это ведет к некоторой неопределенности границ Полесья и выделению неоднородной в геоморфологическом, геоботаническом и климатическом отношениях территории. При таком подходе к Украинскому Полесью должны быть отнесены часть Волынского лёссового плато, Малого Полесья и северная часть Правобережной Лесостепи (северные районы Тернопольской и Хмельницкой областей), имеющие совершенно иной, чем в Полесье, характер растительного покрова. Площадь Полесья, приводимая автором (с. 6), —130 тыс. км^2 — сильно занижена, так как площадь только Украинского Полесья составляет 113.5 тыс. км^2.

Автор провел систематический, ареалогический и экологический анализ флоры, установив ее репрезентативность для умеренной зоны северного полушария. Интересен анализ типов ареалов растений Белорусского Полесья, выявивший преобладание европейских видов, с одной стороны, и евразиатских, евросибирских и голарктических, с другой, что в целом отвечает и представлениям авторов рецензии (Андриенко, Шеляг-Сосонко, 1983) о географической структуре флоры Полесья. Поэтому считая, что автор вправе базироваться на том или ином понимании термина «географический элемент флоры», отметим только, что в рецензируемой монографии последний он рассматривает как синоним термина «тип ареала», что разделяется далеко не всеми флористами. Естественно, что такое понимание географического элемента вызвало необходимость дальнейшего деления элементов на группы по отношению к полярно-климатическим зонам Евразии. Выполнено это деление не как соподчиненное, а как независимое от первого, в результате чего соотнести полученные результаты между собой весьма затруднительно.

Сравнивая (насколько это возможно в силу различия подходов) данные по географическому анализу флор Белорусского и Украинского Полесий, нетрудно заметить определенные расхождения. Например, значительно меньшее по сравнению с Украинским Полесьем число бореальных и большее плюризональных видов объясняется, по-видимому, более узким пониманием этих групп, принятым в рецензируемой монографии. Это расхождение заставляет задуматься над методологией и унификацией структуры анализа флоры, выполняемого разными авторами, так как на с. 30 рецензируемой монографии автор правильно обращает внимание на флористические различия Украинского и Белорусского Полесий, заключающиеся в значительном преобладании бореальных (таежных) элементов в последнем, а на с. 22 относит к бореальным только 45 видов (с учетом бореально-сарматских — 120), что во много раз меньше, чем число бореальных видов, произрастающих в Украинском Полесье.

Интересно такое сравнение. Мезоксерофиты и ксерофиты во флоре Белорусского Полесья составляют 30.6 %, т. е. 368 видов. Естественно предположить, что в своей основе это должны быть виды луговых степей, т. е. степные (в рецензируемой книге — понтические). Однако автор приводит всего 54 таких вида (4.3 %). Очевидно, оставшиеся (более 300) следует искать в группе понтическо-сарматских видов (но их всего 190, и безусловно не все они мезоксерофиты), а также среди сарматской и бореально-сарматской групп, что говорит о том, что эти группы неоднородны как в экологическом, так и в ценогенетическом отношениях. Такая неоднородность выделенных групп присуща многим схемам. Мы решили обратить на это внимание только в связи с тем, что в последние годы резко возросло число работ, в которых во флористическом анализе есть оттенок формализма. Это неизбежное следствие того, что в подавляющем большинстве работ отечественных флористов отсутствуют строгие теоретические и методические положения структурного анализа флоры. Как правило, не соблюдается последовательность применения избранных принципов и отсутствует глубокое, всестороннее обсуждение полученных результатов. Не удалось избежать этого общего недостатка и автору рецензируемой монографии.

Основную часть книги составляет глава о хорологических особенностях флоры, где большое внимание уделено эколого-географической характеристике видов, произрастающих в Полесье на границах ареалов. Такого рода материал, тем более снабженный картами распространения видов, имеет большую ценность и найдет безусловно разностороннее использование в последующих флористических работах. Именно в связи с большой значимостью этой главы мы хотим сделать к ней некоторые комментарии. По нашему мнению, автор отнес к видам, находящимся в Полесье на границах ареалов, ряд таких, произрастание которых в значительной степени определено хозяйственной деятельностью человека: *Bromus japonicus*, *Centaurea diffusa*, *Agropyron pectinatum*, виды рода *Atriplex* и др. Вряд ли целесообразно рассматривать границы ареалов этих видов наравне с видами природной флоры, тем более располагая их в алфавитном порядке, который нам не кажется удачным. Для многих (но не для всех) видов Парфенов приводит сведения об их встречаемости в Украинском Полесье, что существенно дополняет картину распространения вида в едином природном регионе, которым является Полесье в целом. К сожалению, автор не использовал ряда последних работ по Украине, в том числе по Украинскому Полесью, базируясь в основном на уже устаревших данных И. Пачоского и А. И. Барбарича. Он не использовал такие сводки, содержащие карты распространения видов, как «Злаки Украины» (1977), «Червона книга Української РСР» (1980), данные, содержащиеся в монографии «Охрана важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии и Молдавии» (1980) и целый ряд статей, посвященных отдельным видам. Следует также отметить, что при характеристике природного комплекса Полесья не использованы данные монографии «Геоботанічне районування Української РСР» (1977). Все это привело к ряду неточностей и неверных указаний о распространении видов в Полесье в целом.

Значительный интерес представляет глава о современной динамике и тенденциях развития флоры, в которой автор творчески развивает взгляды W. Szafer (1930) о путях миграции горных видов. Это одна из лучших теоретических глав книги, насыщенная большим фактическим материалом, подтверждающим общую концепцию автора монографии о путях миграции и изменений флоры Белорусского Полесья под влиянием хозяйственной деятельности человека. Естественно, что в этой главе он затронул и спорные вопросы. Так, на наш взгляд, отнесение к горным таких видов, как *Tofieldia calyculata*, *Laserpitium latifolium*, *Cruciata glabra* и некоторых других, представляется проблематичным.

Вопрос об антропогенных изменениях флоры, давно и плодотворно развиваемый Парфеновым, нашел свое развитие и в данной монографии. Автор рассмотрел изменения флоры под действием основных антропогенных факторов. Особенно глубоко и детально разобран вопрос о влиянии осушения на флору Белорусского Полесья. Следует отметить, что довольно подробно освещен не имеющий для Полесья важного значения в силу локальности вопрос о влиянии засоления, в то время как вырубке лесов уделено недостаточное внимание. Парфенов рассмотрел также охрану флоры Белорусского Полесья, выделил редкие виды и установил репрезентативность флоры заповедных объектов по отношению к флоре региона.

В целом монография Парфенова вносит существенный вклад в познание такого своеобразного, подвергшегося значительной антропогенной трансформации региона, как Белорусское Полесье. Ее структура может быть принята в качестве эталонной для монографий подобного рода, а большой фактический материал найдет широкое использование в работах ботаников других регионов. Поднимает рецензируемая монография и ряд общих вопросов теории и методологии современной флористики, из которых с неизбежностью следует необходимость перехода на качественно новый системно-структурный уровень исследования региональных флор.

ЛИТЕРАТУРА

Андриенко Т. Л., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Растительный мир Полесья в аспекте его охраны. Киев: Наук. думка, 1983. 216 с. — *Геоботанічне* районування Української РСР. Київ: Наук. думка, 1977. 304 с. — *Злаки* Украины. Киев: Наук. думка, 1977. 518 с. — *Охрана* важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии, Молдавии. Киев: Наук. думка, 1980. 390 с. — *Червона* книга Української РСР. Київ: Наук. думка, 1980. 504 с. — *Szafer W.* Element górski we florze nizu polskiego. Polska akademia umiejetnosci: Rozprawy Wydzialu matem. przyrod. Kraków, 1930, t. 69 (Ser. 3, t. 29), dz. B, N 3, s. 1—112.

Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Т. Л. Андриенко.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 7 II 1984.

УДК 019.941 : 002.01 : 631.588.7 : 581.524.44

Бот. журн., т. 70, № 2

The Role of Fire in Northern Circumpolar Ecosystems / Ed. R. W. Wein a. D. A. Maclean (SCOPE). — Chister etc.: J. Wiley a. Sons. 1983. 321 p. **(Роль огня в северных циркумполярных экосистемах. 1983)**

B. M. MIRKIN. (*A REVIEW*)

В последние годы в общеэкологической и фитоценологической литературе все большее внимание уделяется роли фактора огня, который рассматривается не только (и не столько!) как фактор разрушения стабильности экосистем, но и как фактор ее поддержания. R. Whittaker (1975) писал даже об особом типе климакса — катаклимаксе, объединяющем всю совокупность сообществ восстановительной пирогенной сукцессии. Достаточно полный обзор состояния проблемы пирогенных сукцессий дал Т. А. Работнов (1983).

Рецензируемая книга — результат плодотворной деятельности международной организации SCOPE (Scientific on Problemnof the Environment), функционирующей под эгидой ЮНЕСКО, которая регулярно издает сборники и монографии по природоохранной тематике (список названий первых 17 томов помещен в рецензируемой книге). Настоящий выпуск представляет собой коллективную монографию, написанную основными докладчиками международной конференции в Новом Брунсвике (Канада, октябрь, 1979 г.). В книге 15 глав, Введение и Предисловие. Библиография приведена отдельно по каждой главе. Имеются авторский и предметный указатели, указатель географических названий и краткий терминологический словарь. Основная часть глав написана канадскими учеными, они же редакторы книги. Однако среди авторов — также и ученые из США, Финляндии и СССР.

Все главы, исключая первую, объединены в 4 части. Глава 1 (с. 1—18) написана редакторами, названа «Обзор пожаров в северных экосистемах». Авторы приводят примеры грандиозных пожаров, таких как пожар в Новом Брунсвике в 1825 г., когда погибло свыше 20 000 км^2 лесов, или пожары в Сибири в 1915 г., во время которых выгорело свыше 140 000 км^2 лесов. Характеризуются природные условия района «северных циркумполярных экосистем», который охватывает тундру, лесотундру и тайгу Скандинавии, СССР, Канады и США. Авторы делают акцент в первую очередь на пожароопасности различных территорий. Приведена очень интересная таблица средней продолжительности периода между пожарами в разных районах с показом площади территории и деревьев-доминантов. Районы ранжированы от наиболее подверженных пожарам до наименее подверженных; продолжительность периода между пожарами меняется от 22 до 1000 лет.

Первая часть книги тематически продолжает первую главу и посвящена анализу частоты пожаров в прошлом и настоящем. Авторами двух ее глав «Учет пожаров послеледникового периода» (с. 21—44) и «Частота пожаров в период их сдерживания» (с. 44—62) являются соответственно K. Tolonen (Финляндия) и R. J. Stocks и R. J. Borney (США, Канада).

Изучение пожаров послеледникового периода проводится разными методами — путем анализа почвенного профиля, озерных отложений, стратиграфии торфов, с использованием дендрохронометрии. Тем не менее та информация о частоте пожаров, которая накоплена к сегодняшнему дню, очень неполна и датирована приблизительно. Очевидно лишь, что частота пожаров — это закономерность, которая определяется климатом и характером растительности. Человек также вызывает пожары, причем начиная уже с доисторического периода. Приведены интересные примеры (преимущественно для разных районов Финляндии) анализа частоты пожаров.

«Сдерживание» пожаров оказывается не вполне эффективным. Анализ данных об их частоте в разных районах Канады, Аляски, СССР, Швеции и Финляндии показывает, что доля пожаров от молнии во всех районах в несколько раз ниже, чем вследствие влияния человека, хотя в последние годы доля антропогенных пожаров существенно снижается. Частота пожаров для близких по природным условиям и растительности районов Канады и СССР удивительно сходна, что иллюстрирует общую идею книги о «нормальности» пожаров как факторов природной среды.

Вторая часть книги, посвященная «физическому эффекту огня», включает главы 4—7. C. E. Van Wagner (с. 65—80, Канада) рассматривает влияние огня на хвойные леса и кустарники. Предлагается целый ряд формул для оценки интенсивности пожара, которая зависит от климата и типа сообществ. Для тайги подверженность пожарам находится в обратной зависимости от возраста древостоя: чем он моложе, тем опаснее для сообщества пожар. R. W. Wein (с. 81—95), J. E. Brown (с. 97—100, США) показывают специфику экологических последствий пожара в условиях торфяных почв и торфяников и при развитии многолетней мерзлоты. В первом случае вероятность возникновения пожара в целом, естественно, ниже, чем в лесах на сухих почвах, однако в сухое время года возможно возникновение пожаров, которые продолжаются недели и месяцы. Во втором случае пожары, резко изменяя температурный режим почвы, могут вызвать явление термокарста и эрозии почв (последнее — на склонах). Вследствие изменения альбедо пожары в тундре меняют всю энергетику почвы.

D. A. Maclean (с. 101—132, Канада) детально рассматривает влияние пожара на циклы основных питательных элементов в экосистеме. Он различает изменение циклов непосредственно под влиянием пожара (выгорание органики, образование золы, утечка азота и т. д.) и послепожарные изменения, когда в почву поступают элементы из золы, усиливаются поверхностный сток и соответствующий вынос питательных элементов из экосистемы, стимулируется деятельность микроорганизмов и т. д. Автор иллюстрирует эти положения соответствующими таблицами, причем для лесов он использует данные советских исследователей Н. И. Пьявченко, А. Л. Паршевникова и др.

Часть третья — «Представления о влиянии огня на организмы и виды» — наиболее интересная. Ее открывает одноименная глава 8, написанная J. S. Rowe (с. 135—154, Канада), где рассмотрены различные стратегии поведения видов во время пожара и восстановительной послепожарной сукцессии. Автор опирается на известную детальную систему типов стратегии I. Noble и R. Slatier (1977)[1] и на ее основе строит свою весьма оригинальную интегрированную систему типов стратегии, различая следующие типы:

эвайдеры (evaders — «ускользающие») — переживающие пожар в состоянии банков семян и потому открывающие послепожарную сукцессию;

эвойдеры (avoiders — «избегающие») — виды последующих стадий, доставленные в сообщество из соседних, не испытывающих влияния пожара мест (как правило, зоохоры);

резистеры (resisters — «устойчивые») — виды, сохраняющиеся во время пожара за счет толстой коры;

эндьюреры (endurers — «выносящие») — виды, сохраняющиеся во время пожара за счет подземных органов вегетативного размножения и быстро отрастающие после пожара.

Говоря о послепожарных сукцессиях, Rowe подчеркивает их стохастичность и слабую предсказуемость вследствие множественности факторов, определяющих характер изменений.

Глава 9 (с. 155—180, J. F. Fox, США) посвящена сукцессиям мелких млекопитающих и птиц. Основным фактором сукцессии являются вертикальная и горизонтальная структуры растительного сообщества, от которых зависит состав фауны. В ходе сукцессии повышалось видовое богатство сообществ птиц, но их биомасса становилась ниже. Мелкие млекопитающие также имели пик биомассы на первых стадиях, но максимум видового богатства приходился на средние кустарниковые стадии.

Четвертая часть монографии посвящена характеристике влияния пожаров на некоторые типы сообществ. В главе 10 (с. 181—200, J. H. Cayford, D. J. McRae, Канада) описаны особенности пожаров в лесах из *Pinus banksiana*, в главе 11 (с. 201—220, L. B. Viereck, США) — из *Picea mariana*, в главе 12 (с. 221—234, В. В. Фуреев, СССР и оба редактора книги) — в пихтовых лесах Канады и СССР, в главе 13 (с. 235—258, A. N. D. Auclair, США) — в тундре и лесотундре при доминировании лишайников. Приводимые данные хорошо аргументируют высказанное в первых главах положение о роли типа сообщества при определении частоты пожаров, их характера и общих очертаний послепожарной восстановительной сукцессии. *Pinus banksiana*, например, очень хорошо адаптировалась к пожарам за счет толстой коры, большой высоты и хорошо укрытых от огня за чешуями шишек семенами (т. е. это пример резистера). *Picea mariana*, напротив, уничтожается пожаром полностью, но легко восстанавливается, хотя в зависимости от особенностей увлажнения после ельников могут формироваться очень различные сообщества от безлесных болот до лишайниковых ельников. Пихты (как *Abies sibirica* в Европе, так и *A. balsamea* в Северной Америке) занимают промежуточное положение по «резистерности», однако если в сухую погоду пихтарники выгорают, то они восстанавливаются хуже, чем ельники, и пихта как устойчивое к затенению растение появляется под пологом серийных видов уже только на заключительной стадии сукцессии. Восстановление лишайников требует 50—80 лет, но эндьюреры разрастаются уже на 2—4 году сукцессии.

---

[1] Цитированные авторами книги издания не включены в библиографию к рецензии.

Последняя, пятая часть книги — «Контроль пожаров и их использование» — содержит всего 2 главы. В главе 14 (с. 259—271, В. И. Чистяков, А. И. Куприянов, В. В. Горшков, Е. С. Арцыбышев, СССР) рассмотрен опыт охраны от пожаров торфов в СССР. В главе 15 (с. 273—299, M. E. Aleksander, D. E. Dule, Канада) показана роль преднамеренных пожаров при заповедовании территории. На примере Аляски, Канады, севера центральной части США и Финляндии продемонстрирована целесообразность периодического омоложения охраняемых лесных экосистем за счет пожара, после которого общее видовое разнообразие оказывается выше.

Книга будет интересна для советского читателя. Это один из весомых результатов международного сотрудничества в деле охраны биосферы.

ЛИТЕРАТУРА

Работнов Т. А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 291 с. — *Whittaker R. H.* Communities and ecosystems. 2th. Ed. N. Y.: Macmillan; London: Collier — Macmillan, 1975. 387 p.

Б. М. Миркин.

Башкирский государственный университет,
Уфа.

Получено 26 IX 1983.

УДК 019.941 : 002.01 : 576.316.7 : 582.4/.9 : 582.34

Бот. журн., т. 70, № 2

R. Fritsch. Index to plant chromosome numbers — Bryophyta (Regnum Vegetabile, vol. 108). Published by Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht/Antwerp and Dr. W. Junk B. V., Publishers, The Haague/Boston, 1982, 268 p. (Р. Фритч Индекс хромосомных чисел растений — Бриофиты. 1982)

E. I. VYSOTSKAYA. (*A REVIEW*)

Познание структуры видов, их систематического положения, филогенетических связей и эволюции не может быть полным без знания их кариотипа. Уровень кариотипической изученности мохообразных по сравнению с семенными растениями значительно ниже, что связано прежде всего с трудностью проведения кариологического анализа у этой группы растений. И хотя первое определение числа хромосом у мхов было осуществлено свыше 90 лет тому назад (у печеночного мха *Riella clausonis* Let., Kruch, 1891), кариосистематические исследования мохообразных начали успешно развиваться только после того, как E. Heitz (1926, 1928) применил для исследования хромосом у этих растений сравнительно простой метод давленых ацетокарминовых препаратов. Наиболее интенсивно эти исследования проводятся в три последних десятилетия. В то время как в сводке A. Wylie (1957) содержатся сведения о числах хромосом для 364 видов листостебельных, а в сводке G. Berrie (1960) — для 334 печеночных мхов, сейчас число кариологически исследованных видов значительно возросло: листостебельных мхов — в 3.5, печеночных — в 2 раза.

R. Fritsch собрал опубликованные данные по числам хромосом мохообразных и в 1972 г. опубликовал первую сводку чисел хромосом этих растений (Chromosomenzalen der Bryophyten. Eine Übersicht und Diskussion ihres Aussagewerten für das System).

Рецензируемое 2-е издание, вошедшее в серию публикаций, предназначенных для таксономических целей и осуществляемых под редакцией F. A. Stafleu (Regnum Vegetabile, vol. 108), значительно изменено и переработано. В него включен новый материал, появившийся в печати за истекшие 10 лет, а ранее опубликованный более тщательно переработан и более полно подан. Приступая к переизданию сборника, автор, по его собственным словам, постарался собрать весь когда-либо опубликованный материал по числам хромосом мохообразных, что позволило избежать путаницы и повторений.

Работа состоит из Предисловия автора, краткого Введения и конспекта хромосомных чисел бриофитов, состоящего из двух частей — первой, посвященной печеночным мхам (около 700 видов), и второй, в которой приводятся данные по 1300 видам листостебельных мхов. Заключает труд библиографический список из 675 наименований. Общее число приведенных подсчетов чисел хромосом для всех 2 тыс. видов составляет около 6 тыс.

В отличие от 1-го издания, в котором материал располагался в систематическом порядке, в рецензируемой работе названия родов и видов в их пределах приведены в алфавитном порядке, что является наиболее оправданным для справочных целей, каковым служит данный «Индекс».

Схема характеристики вида в справочнике такова: 1) название вида; в случае, если автор (или авторы), определившие число хромосом у данного вида, приводил его под синонимом, то приводится название синонима (со знаком + — первый синоним, ++ — второй; такие же знаки стоят после даты опубликования соответствующей работы); 2) число исследованных популяций (образцов); 3) гаплоидное число хромосом; 4) в круглых скобках — объяснительные замечания или вопросы, касающиеся чисел хромосом; 5) в прямых скобках — числа хромосом мутантов, абберантных форм, апоспорических растений и т. д.; 6) mi — подсчет хромосом проводился в митозе; 7) me — подсчет хромосом проводился в мейозе; 8) K — дан рисунок или идиограмма кариотипа; 9) (K) — приводится только формула кариотипа; 10) автор и год публикации источника; 11) место сбора материала (преимущественно страна, в крайнем случае — континент).

Название видов и родов для группы листостебельных мхов дано в основном согласно «Index Muscorum» (1959—1969), «Index Muscorum Japonicorum» (1973) и дополнений к ним; для некоторых видов используется название, принятое в современной литературе (Koponen e. a., 1977); синонимика печеночных мхов приведена по R. Grolle (1962).

Из данных, приведенных в «Индексе», видно, что в то время как для печеночных и антоцеротовых мхов числа хромосом подсчитывались почти исключительно в митозе и для большинства исследованных видов изучены идиограммы или установлены формулы кариотипа, у преобладающего большинства видов листостебельных мхов кариотип исследовали на стадии мейоза. Это объясняется особенностями строения гаметофита и морфологии митотических хромосом листостебельных мхов, затрудняющих проведение тонкого анализа, что ставит изучение их кариологии в зависимость от способности образовывать спорогоны, хотя, как известно, многие представители группы мохообразных распространены почти исключительно в стерильном состоянии.

Автор использовал данные советских исследователей по изучению кариологии листостебельных мхов: в «Индекс» вошли данные хромосомного анализа 364 видов с территории нашей страны, исследованные на 921 образце (104 вида изучены только с территории СССР), что составляет примерно $^1/_4$ мирового объема кариологически исследованной бриофлоры.

Предельная полнота собранных данных, точность их подачи и большая информативность представленных сведений делают настоящий «Индекс» фундаментальным справочным пособием по числам хромосом мохообразных для всех бриологов, занимающихся различными вопросами систематики, распространения и происхождения этой группы растений. Кроме того, книга может служить полным библиографическим справочником всей имеющейся литературы по кариологии мохообразных.

Е. И. Высоцкая.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Львовское отделение.

Получено 10 I 1984.

ХРОНИКА

УДК 006.3 : 581.5+502.7 (47+57)

СЕССИЯ СЕКЦИИ ТРАВЯНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ НАУЧНОГО СОВЕТА АН СССР ПО ПРОБЛЕМАМ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ И ОХРАНЫ ПРИРОДЫ

(Пущино-на-Оке Московской обл., 6—8 IV 1983)

GORDEYEVA M. M. THE SESSION OF THE USSR ACADEMY OF SCIENCES SCIENTIFIC COUNCIL ON THE PROBLEMS IN BIOGEOCOENOLOGY AND CONSERVATION OF NATURE. PUSTCHINO ON THE OKA — MOSCOW REGION

С 6 по 8 IV 1983 в г. Пущино-на-Оке Московской обл. состоялась сессия секции травяных (луговых и степных) биогеоценозов Научного совета АН СССР по проблемам биогеоценологии и охраны природы.

Открыла сессию председатель секции травяных биогеоценозов **А. А. Титлянова** (Институт почвоведения и агрохимии СО АН СССР, Новосибирск).

В докладе **Т. А. Работнова** (Московский государственный университет) «О биогеоценотических основах повышения продуктивности лугов» отмечено, что повышение продуктивности лугов — одно из направлений реализации постановлений майского (1982 г.) Пленума ЦК КПСС. Показана необходимость разработки биогеоценотических основ луговодства, что должно стать одной из основных задач секции травяных биогеоценозов, и единой классификации лугов на биогеоценотической основе (с учетом применения тех или иных интенсивных приемов улучшения лугов), создания доступных для использования в условиях производства руководств о лугах соответствующих регионов (или лугах, относящихся к определенным группам типов). Именно применение биогеоценотического подхода при разработке приемов луговодства может обеспечить совершенствование любого приема улучшения лугов. Это положение было детально иллюстрировано рассмотрением биогеоценотических основ улучшения обеспеченности луговых растений элементами минерального питания (в первую очередь — азотом и фосфором). Показано также, что для разработки биогеоценотических основ луговодства большое значение имеет изучение гетеротрофных компонентов луговых биогеоценозов.

В докладе **И. А. Шульгина** (Институт физиологии растений АН СССР, Москва) «Фотосинтез и продуктивность травянистых растений» рассматривалась взаимосвязь фотосинтеза (газообмена и его составляющих) и продуктивности травянистых растений. При оптимальных условиях среды уровень продуктивности травяного ценоза обусловлен в первую очередь архитектоникой травостоя, определяющей эффективность использования света на фотосинтез и интенсивность самого фотосинтеза.

В докладе **Х. И. Мяэталу** (Эстонская агрометеорологическая лаборатория ВНИИ сельскохозяйственной метеорологии) «Физиологические и агрометеорологические основы повышения продуктивности культурных травостоев (по материалам Эстонской ССР)» была предложена классификация уровней урожая посевов многолетних трав в зависимости от эффективности использования посевами солнечной радиации, рассмотрена тенденция изменения фитометрических и фотосинтетических параметров культурных травостоев в связи с повышением уровня урожайности. Показана возможность оптимизации радиационного режима посевов многолетних трав регулированием архитектоники травостоя путем применения расширенных междурядий и уменьшенных норм высева семян.

В докладе **Н. И. Базилевич** (Институт географии АН СССР, Москва) «Количественная оценка последствий антропогенных воздействий на травяные экосистемы» отмечено, что энергомассообмен при использовании луговой степи под пастбища и сенокосы сокращается. При увеличении нагрузки необратимые потери химических веществ увеличиваются как за счет отчуждения человеком, так и за счет активизации абиотических процессов (например, поверхностного стока).

В докладе **В. Н. Голубева** (Никитский ботанический сад, Ялта) «Эколого-биологическая структура травяных экосистем в связи с их продуктивностью» приведены результаты изучения взаимосвязи продуктивности и количественного состава растительного сообщества по различным эколого-биологическим признакам его компонентов — как динамическим (ритмы вегетации, цветения, плодосозревания, диссеминации), так и статическим (основная биоморфа, тип структуры корневой системы и надземных побегов и др.) — на примере камнелюбивоковыльной степи Южного берега Крыма.

К. А. Куркин (Дединовская опытная станция пойменного луговодства ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса) предложил методику определения урожая зеленой массы луговых травостоев без их срезания, основанную на корреляции между произведением средней высоты луговых травостоев и их средним проективным покрытием и урожаем зеленой массы (при однотипной структуре), что позволяет без срезания травостоев по многократным измерениям их высоты и проективного покрытия изучать динамику нарастания зеленой массы в зависимости от фазы развития травостоев и экологических условий.

В докладе **В. Д. Лопатина** (Институт биологии Карельского филиала АН СССР, Петрозаводск) «Изменение конкурентоспособности видов луговых растений под влиянием длительного внесения удобрений» показаны результаты изучения динамики состава травостоя при внесении удобрений с использованием метода определения относительной конкурентоспособности по сумме мест. Увеличение конкурентоспособности под воздействием удобрений происходило у наиболее требовательных к богатству почвы виолентных видов (а на самых богатых почвах — еще и у нитрофилов), снижение — у большинства представителей лугового разнотравья и патиентных видов осок и злаков.

Л. М. Сапегин (Гомельский государственный университет) рассказал об изменении вертикальной структуры травостоя лугового фитоценоза под влиянием азотно-фосфорно-калийных удобрений, которое заключалось в усилении признаков исходного типа вертикальной структуры и приближении ее к типу структуры высокорослых травостоев с относительно равномерным, постепенно убывающим распределением фитомассы по высоте.

В сообщении **Ф. В. Черногубова** (Институт биологии АН Киргизской ССР) «Структура и продуктивность горных лугостепных экосистем Северного Тянь-Шаня и влияние на них заповедания и применения некоторых химических веществ» показано, что сильно засоренная под воздействием свободного выпаса скота эстрагоновая лугостепь после прекращения выпаса и двукратного применения гербицидного препарата Б.Э. 2,4-Д на фоне $N_{90}P_{60}K_{30}$ превращается в высокопродуктивное (40 ц/га сена) мятликово-пырейно-костровое сообщество, пригодное для использования под сенокос.

Т. Г. Гильманов и **Н. Д. Гайденок** (Московский государственный университет) рассказали о попытке создания банка данных по комплексной системно-экологической характеристике травяных экосистем (естественных, измененных деятельностью человека и искусственных) территории СССР. Для решения этой задачи, имеющей очевидное теоретическое и практическое значение, на кафедре общей экологии и гидробиологии МГУ разработана и испытывается автоматизированная система анализа экологических данных (АСАЭД), реализованная на ЭВМ БЭСМ-6, которая позволяет накапливать и анализировать разнообразную информацию об экосистемах и их компонентах.

Одно из заседаний сессии было целиком отведено для выступлений молодых ученых. В сообщении **С. А. Остроумова** (Московский государственный университет) был дан обзор проблем охраны наземных биогеоценозов в приложении к вопросам охраны травяных биогеоценозов. Проанализирована роль факторов антропогенного воздействия на травяные биогеоценозы, ведущих к сокращению численности и исчезновению популяций видов флоры СССР, и отмечено, что сохранение видового состава (генофонда) и высокой естественной продуктивности луговых и степных сообществ — одно из важнейших условий успешного выполнения Продовольственной программы.

Н. В. Семенюк (Лаборатория мониторинга природной среды и климата Госкомитета по гидрометеорологии и АН СССР, Москва) выступил с докладом «Продукционные и деструкционные процессы луговой степи Центрально-Черноземного заповедника». При пастбищном режиме использования изменяется флористический состав фитоценозов, возрастает число побегов на единицу площади, активизируется продукционный процесс в подземной сфере; в то же время отмечается более интенсивное накопление отмерших подземных органов по сравнению с заповедной степью, что свидетельствует о замедлении деструкционного процесса.

В докладе **Т. Х. Тамметс** (Эстонская агрометеорологическая лаборатория ВНИИ сельскохозяйственной метеорологии) были приведены результаты определения фитометрической структуры и радиационного режима посевов козлятника — новой недавно интродуцируемой высокопродуктивной культуры хорошего кормового качества — в Эстонской ССР и обсуждены вопросы связи архитектоники, радиационного режима и продуктивности посевов козлятника.

Р. В. Каулакис (Московский государственный университет) в сообщении о нитратофильности растений травяных сообществ Центрально-Черноземного биосферного заповедника предложил шкалу азотолюбия изученных растений, привел данные анализа содержания нитратов в растениях, сравнил различные методы определения содержания нитратов в растительном веществе.

В докладе **В. В. Гудкова** (ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса) об изменении видового состава и продуктивности сенокоса при длительном внесении минеральных удобрений были представлены результаты долгосрочного (проводимого с 1946 г.) опыта по изучению условий минерального питания на продуктивное долголетие сеяного травостоя. Было показано, что, начиная с третьего пятилетия рационального использования сенокоса при достаточном минеральном питании, создаются условия для поддержания высокой продуктивности луга в течение более чем 30 лет.

На последнем заседании сессии были обсуждены заслушанные доклады и планы работы секции травяных биогеоценозов на ближайшие 5 лет. Выступающие дали высокую оценку представленным докладам, высказали критические замечания, пожелания и предложения. Сессия постановила основной задачей работы секции считать координацию исследований, проводимых в научно-исследовательских учреждениях АН СССР, академий наук союзных республик, ВАСХНИЛ и Министерства сельского хозяйства СССР, в высших учебных заведениях по следующим направлениям: 1) теоретические вопросы травяной биогеоценологии, 2) прикладные вопросы (разработка основ повышения продуктивности сенокосов и пастбищ), 3) вопросы рационального использования и охраны травяных биогеоценозов. Было решено подготовить к изданию «Методические указания к изучению травяных биогеоценозов». Участники сессии единодушно одобрили включение в программу заседаний и детальное обсуждение на сессии докладов молодых ученых (не являющихся членами секции) и постановили — ввести эту практику в работу всех последующих сессий секции травяных биогеоценозов и просить членов секции содействовать привлечению молодых ученых к активному участию в работе секции. Было решено проводить сессии секции 2 раза в 3 года, причем чередовать выездные сессии на биогеоценологических стационарах (с обсуждением результатов исследований, проводимых на стационаре) и тематические сессии (с постановкой крупных, обобщающих докладов по определенной проблеме); в 1984 г. организовать выездную сессию секции в г. Новосибирске для ознакомления с работами степных и лесостепных сибирских стационаров; просить Научный совет АН СССР по проблемам биогеоценологии и охраны природы провести в 1985 г. Всесоюзное совещание по продуктивности травяных биогеоценозов.

М. М. Гордеева.

Московский государственный университет.

Получено 6 IX 1983.

CONTENTS

Page

Takhtajan A. L., Meyer N. R., Kosenko V. N. Pollen morphology and classification in *Rafflesiaceae* s. l. 153

Askerova R. K. Taxonomic significance of some macromorphological and caryological characters in the subfamily *Cichorioideae* (*Asteraceae*) 163

Kislyuk I. M., Sheinina G. A. The investigation of photosynthesis in herbaceous plants of Arctic and taiga zone (with the aid of polynomial regression method) 169

Domracheva L. I., Shtina E. A. The structure of algae groups during soil «blooming» . . . 180

Pospelova E. B., Vasil'yevskaya V. D. Primary productivity in Taimyr tundras . . . 188

COMMUNICATIONS 199

Popova T. N., Zemskova E. A. To the caryosystematics of the genus *Onosma* (*Boraginaceae*). (199). — **Lupikina E. G., Makarova I. V.** New data on the frustula structure in the two representatives of the genus *Campylodiscus* (*Bacillariophyta*) from Upper Pleistocene deposits of the Pakhchi River Valley (Central Kamchatkian depression). (206). — **Papchencov V. G.** On the seasonal dynamic of the phytobiomass accumulation in the helophytes. (208). — **Khailov K. M., Firsov Yu. K.** Calculation of assimilation surface area in *Sargassum miyabei* (*Sargassaceae*) at different levels of organization. (215). — **Kuvayev V. B., Stetsura N. N.** Mountainous mossy larch forests in the Zeisk state reserve (Tukuringra Mountain Range). (221). — **Movchan Ya. I., Ossychnjuk V. V.** Dynamic of soil seed and seedlings resource in the steppe phytocoenoses. (232). — **Paribok T. A., Sazykina N. A., Zolotareva B. N., Toporsky V. N.** Element contents in different age shoot segments of terrestrial mosses. (241). — **Abrazhko M. A.** The effect of nitrogen fertilizers on spatial distribution and fractional composition of *Picea abies* (*Pinaceae*) roots. (250). — **Ipatov V. S., Kirikova L. A.** Statistical analysis of the quantum character of the vegetational cover. (255).

NEW TAXA 262

Mardaleyshvili T. K. New taxa of the higher plants of Georgia (262).

Kasumova T. A. A new species of the genus *Crataegus* (*Rosaceae*) from Azerbaijan. (266).

FLORISTIC FINDINGS 268

Puzyrjev A. N. Supplement to the adventive flora of Udmurtia. (268). — **Dulepova B. I., Umanskaya N. V., Filippov V. G.** Floristic findings in Daurskaya forest-steppe. (271). — **Kozhevnikov A. E.** *Carex tegulata* (*Cyperaceae*) — a new species for the flora of the USSR. (272).

CHROMOSOME NUMBERS 275

Starodubtsev V. N. Chromosome numbers in the representatives of some families from the Soviet Far East. (275).

OBITUARIES 278

Bardunov L. V., Baczurina A. F., Schlyakov R. N. In memorial Lidiya Ivanovna Savicz-Lyubitskaya (1886—1982). (278). — **Nakhutzrischvili G. Sh., Chanishvili Sh. Sh., Gagnidze R. I.** In memorial *Nikolaya Nikolaevicza Ketskhoveli* (1897—1983). (283).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 285

Shelyag-Sosonko Yu. R., Andrienko T. L. *V. I. Parfenov.* Flora of Byelorussian Polesye. 1983. (285). — **Mirkin B. M.** (*A review*). The role of fire in northern circumpolar ecosystems. (287). — **Vysotskaya E. I.** *R. Fritsch.* Index to plant chromosome numbers — Bryophyta. 1982. (290).

CHRONICLE 292

Gordeyeva M. M. The session of the USSR Academy of Sciences Scientific Council on the problems in biogeocoenology and conservation of nature. Pustchino on the Oka — Moscow region. (292).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Тахтаджян А. Л., Мейер Н. Р., Косенко В. Н. Морфология пыльцы и классификация семейства *Rafflesiaceae* s. l. 153
Аскерова Р. К. Таксономическое значение некоторых макроморфологических и кариологических признаков подсемейства *Cichorioideae* (*Asteraceae*) 163
Кислюк И. М., Шейнина Г. А. Исследование фотосинтеза травянистых растений Арктики и таежной зоны (с применением полиномиальной регрессии) 169
Домрачева Л. И., Штина Э. А. Структура группировок водорослей при «цветении» почвы 180
Поспелова Е. Б., Васильевская В. Д. Первичная продуктивность тундр Таймыра . . . 188

СООБЩЕНИЯ 199

Попова Т. Н., Земскова Е. А. К кариосистематике рода *Onosma* (*Boraginaceae*). (199). — **Лупикина Е. Г., Макарова И. В.** Новые данные о структуре панциря двух представителей рода *Campylodiscus* (*Bacillariophyta*) из верхнеплейстоценовых отложений долины р. Пахчи (Центральная Камчатская депрессия). (206). — **Папченков В. Г.** К изучению сезонной динамики накопления растительной массы гелофитов. (208). — **Хайлов К. М., Фирсов Ю. К.** Расчет величины ассимиляционной поверхности *Sargassum miyabei* (*Sargassaceae*) на разных уровнях организации. (215). — **Куваев В. Б., Стецура Н. Н.** Горные моховые лиственничники в Зейском государственном заповеднике (хребет Тукурингра). (221). — **Мовчан Я. И., Осычнюк В. В.** Динамика почвенного запаса семян и всходов в степных фитоценозах. (232). — **Парибок Т. А. Сазыкина Н. А., Золотарева Б. Н., Топорский В. Н.** Содержание химических элементов в разновозрастных частях побегов напочвенных мхов. (241). — **Абражко М. А.**, О влиянии азотных удобрений на распределение и фракционный состав корней *Picea abies* (*Pinaceae*). (250). — **Ипатов В. С., Кирикова Л. А.** Статистический анализ квантованности растительного покрова. (255).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 262

Мардалейшвили Т. К. Новые таксоны высших растений Грузии. (262). — **Касумова Т. А.** Новый вид рода *Crataegus* (*Rosaceae*) из Азербайджана. (266).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 268

Пузырев А. Н. Дополнение к адвентивной флоре Удмуртии (268). — **Дулепова Б. И., Уманская Н. В., Филиппов В. Г.** Флористические находки в Даурской лесостепи. (271). — **Кожевников А. Е.** *Carex tegulata* (*Cyperaceae*) — новый вид для флоры СССР. (272).

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 275

Стародубцев В. Н. Числа хромосом представителей некоторых семейств Дальнего Востока СССР. (275).

ПОТЕРИ НАУКИ 278

Бардунов Л. В., Бачурина А. Ф., Шляков Р. Н. Памяти Лидии Ивановны Савич-Любицкой (1886—1982). (278). — **Нахуцришвили Г. Ш., Чанишвили Ш. Ш., Гагнидзе Р. И.** Памяти Николая Николаевича Кецховели (1897—1982). (283).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 285

Шеляг-Сосонко Ю. Р., Андриенко Т. Л. *В. И. Парфенов.* Флора Белорусского Полесья. 1983. (285). — **Миркин Б. М.** (*Рецензия*). Роль огня в северных циркумполярных экосистемах. 1983. (287). — **Высоцкая Е. И.** *Р. Фритч.* Индекс хромосомных чисел растений — Бриофиты. 1982. (290).

ХРОНИКА 292

Гордеева М. М. Сессия секции травяных биогеоценозов Научного совета АН СССР по проблемам биогеоценологии и охраны природы. (Пущино-на-Оке Московской обл., 6—8 IV 1983). (292).

К ст. А. Л. Тахтаджяна, Н. Р. Мейер, В. Н. Косенко, с. 154

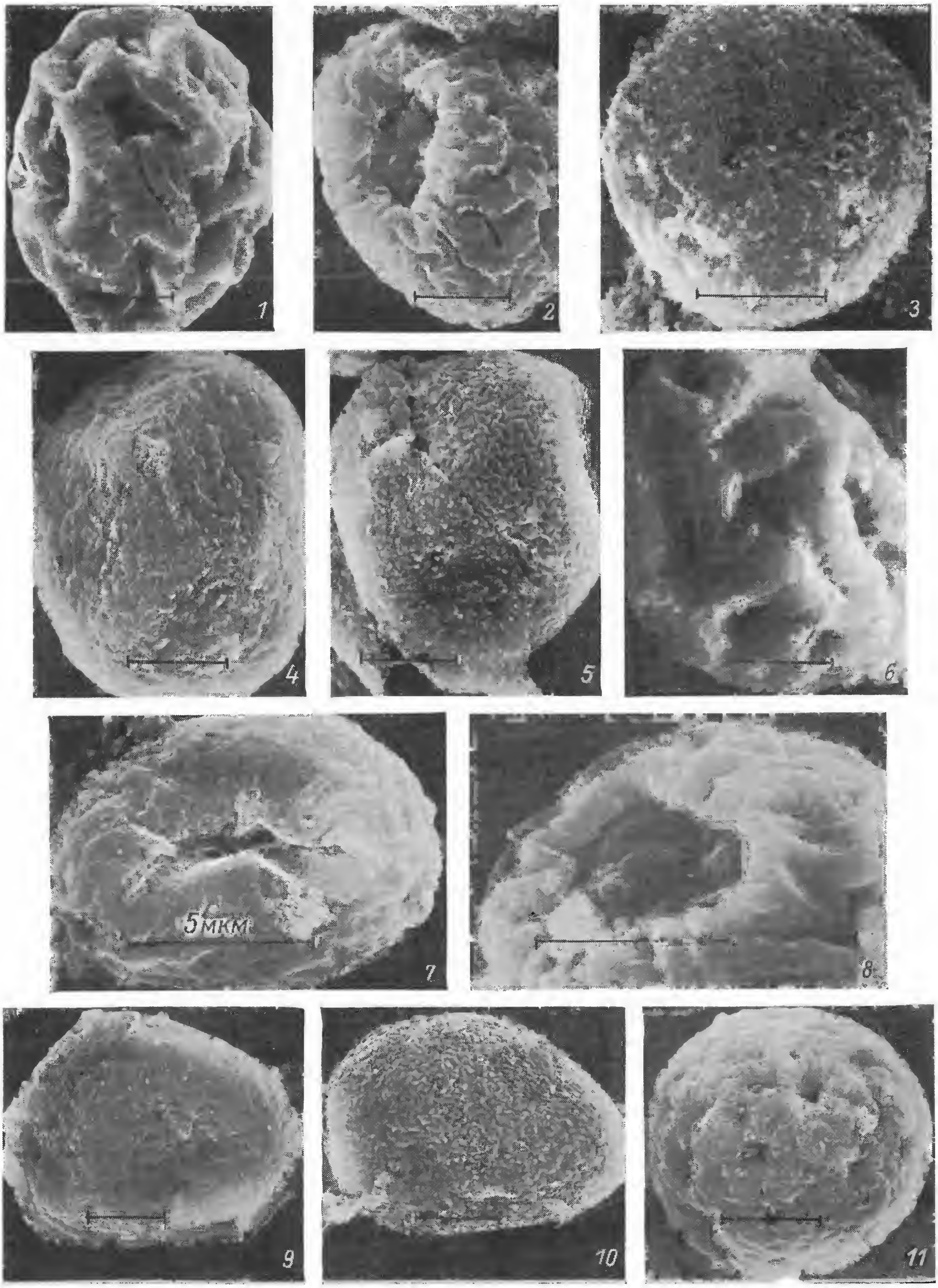


Табл. I. Пыльцевые зерна видов *Rafflesia*.

1, *2* — *R. arnoldii*; *3* — *R. cumingii*, пыльцевое зерно, покрытое периноподобной оболочкой; *4*, *5* — *R. patma* (*4* — пыльцевое зерно с периноподобной оболочкой, *5* — часть пыльцевого зерна лишена наружной периноподобной оболочки и видна складчатая скульптура экзины); *6* — *R. manillana*, пыльцевое зерно с крупноскладчатой скульптурой экзины; *7*, *8* — *R. tuan-mudae* (*7* — однобороздное пыльцевое зерно, *8* — фрагмент пыльцевого зерна с порой); *9*, *10* — *R. hasseltii* (*9* — пыльцевое зерно с периноподобной оболочкой, *10* — пыльцевое зерно без наружной оболочки); *11* — *R. rochussenii*, пыльцевое зерно со складчато-бугорчатой поверхностью экзины.

К с. 155

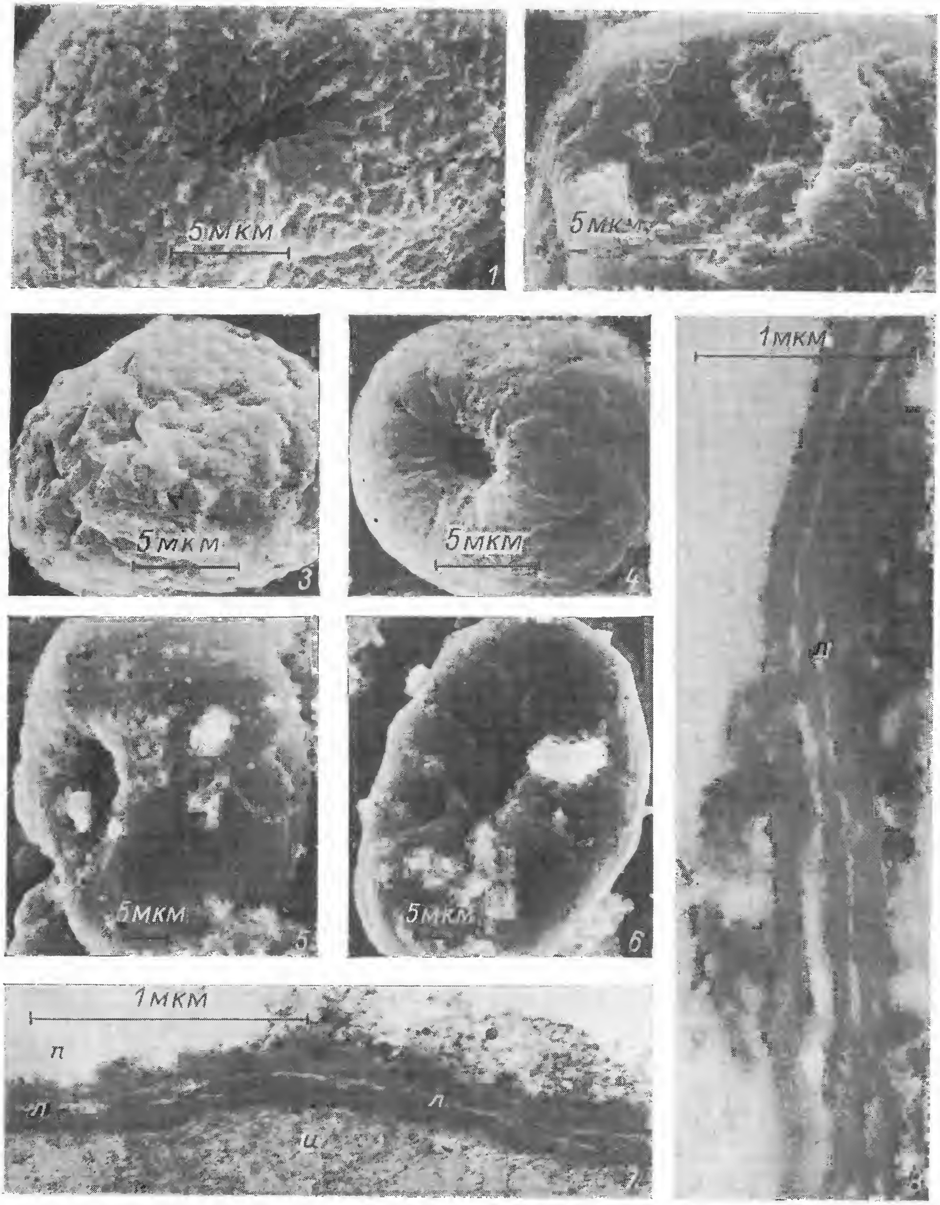


Табл. II. Пыльцевые зерна и структура спородермы видов *Rhizanthes*, *Sapria*, *Rafflesia*.

1 — *Rhizanthes lowii*, фрагмент поверхности пыльцевого зерна с апертурой в центре; *2—4*, *7* — *Rh. zippelii* (*2* — пора с бугорчатой мембраной; *3*, *4* — общий вид пыльцевых зерен; *7* — срез через оболочку пыльцевого зерна); *5*, *6* — *Sapria himalayana*, пыльцевые зерна с хорошо выраженными апертурами; *8* — *Rafflesia patma*, срез через оболочку пыльцевого зерна, *п* — периноподобная оболочка, *л* — ламеллы, *и* — интина.

К с. 156

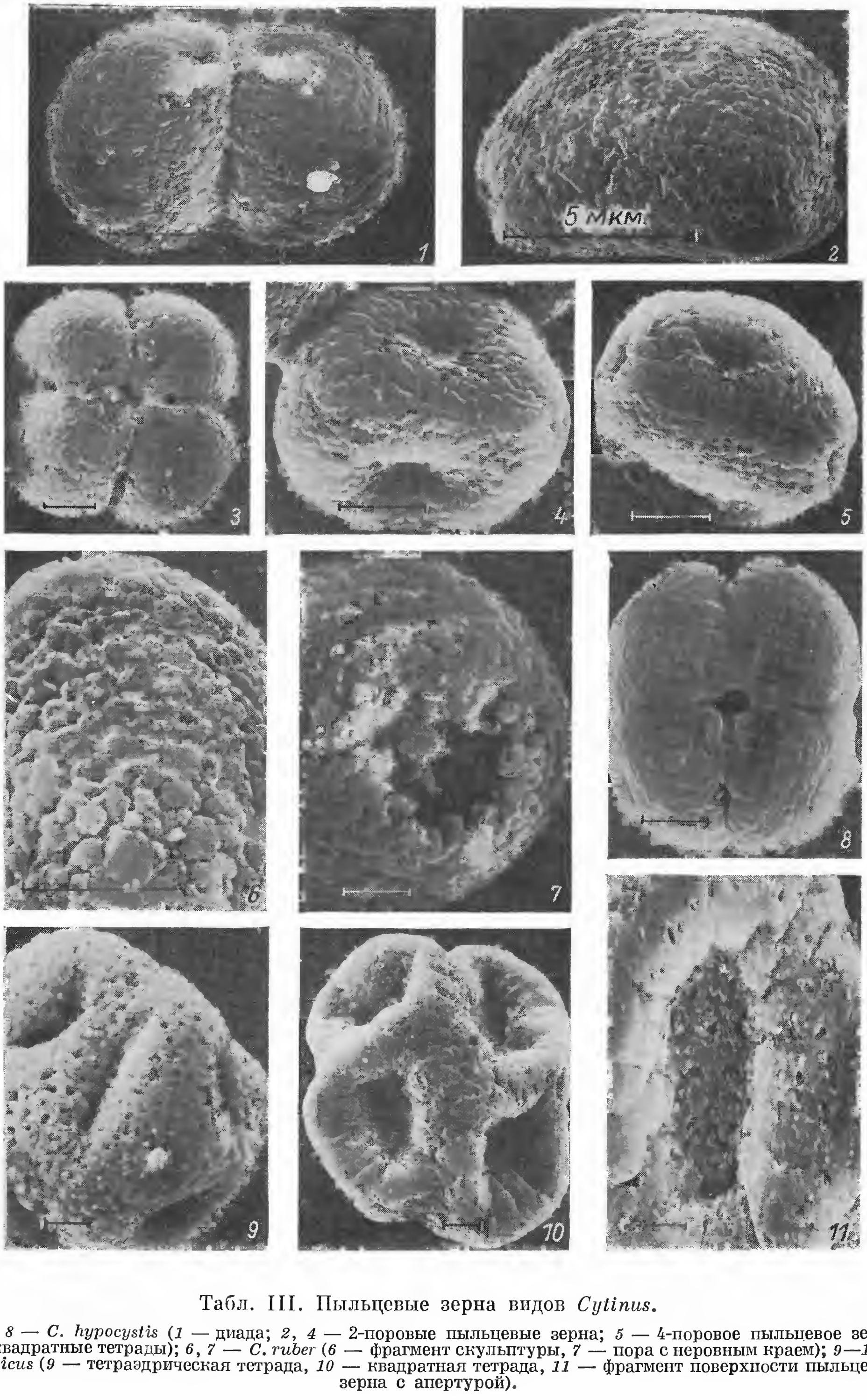


Табл. III. Пыльцевые зерна видов *Cytinus*.

1—5, *8* — *C. hypocystis* (*1* — диада; *2*, *4* — 2-поровые пыльцевые зерна; *5* — 4-поровое пыльцевое зерно; *8* — квадратные тетрады); *6*, *7* — *C. ruber* (*6* — фрагмент скульптуры, *7* — пора с неровным краем); *9—11* — *C. dioicus* (*9* — тетраэдрическая тетрада, *10* — квадратная тетрада, *11* — фрагмент поверхности пыльцевого зерна с апертурой).

К ст. 157

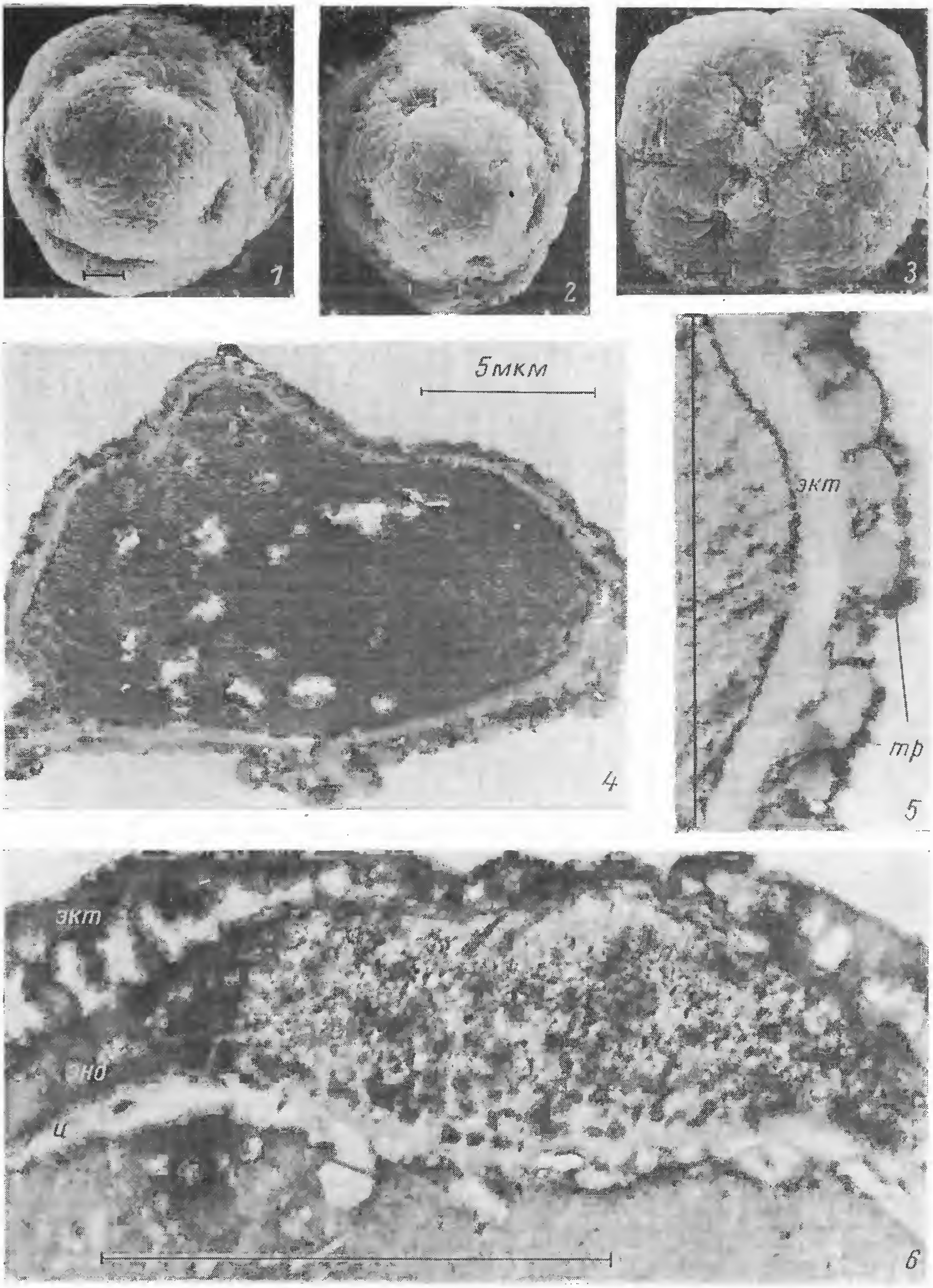


Табл. IV. Пыльцевые зерна и структура спородермы видов *Cytinus*.

1—3 — *C. glandulosus* (*1*, *2* — тетраэдрические тетрады; *3* — квадратная тетрада); *4—5* — *C. ruber*, срезы через оболочку пыльцевых зерен; *6* — *C. baronii*, срез через оболочку пыльцевого зерна в районе апертуры. Здесь и в табл. V—VI *экт* — эктэкзина, *энд* — эндэкзина, *и* — интина, *тр* — трифина.

К с. 157

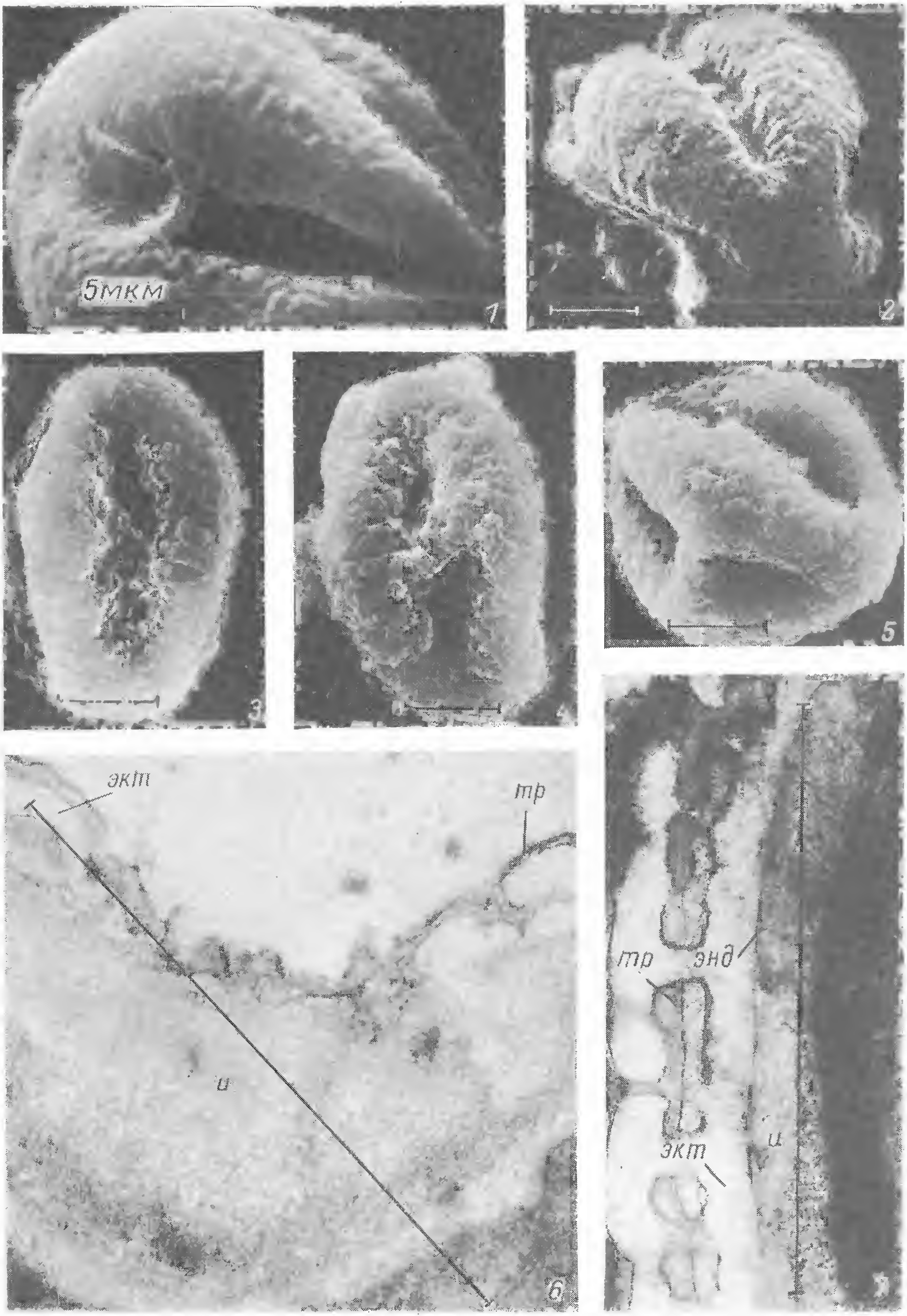


Табл. V. Пыльцевые зерна и структура спородермы видов *Bdallophytum*.

1, 2 — *B. andrieuxii* (*1* — 3-бороздное пыльцевое зерно, *2* — 4-бороздное пыльцевое зерно); *3—7* — *B. oxylepis* (*3—5* — 3-бороздные пыльцевые зерна с перемычками на отдельных бороздах; *6* — район апертуры).

К с. 158

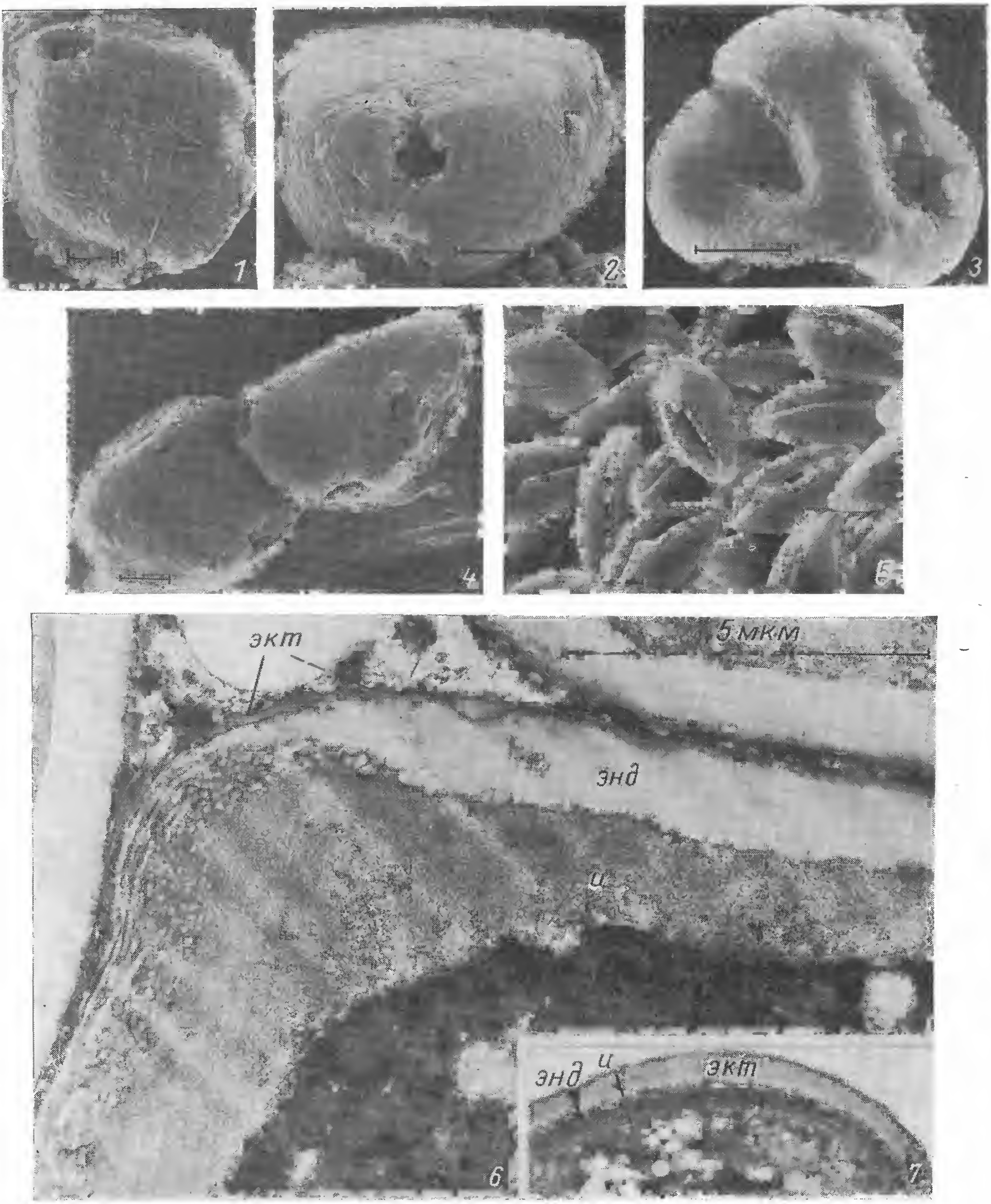


Табл. VI. Пыльцевые зерна и структура спородермы видов *Mitrastemon* и *Pilostyles*.

1, 2, 4, 6 — *M. yamamotoi* (*1, 2* — 3-поровые пыльцевые зерна; *4* — многопоровые пыльцевые зерна; *6* — срез через оболочку пыльцевого зерна); *3* — *P. mexicana*, 3-бороздное пыльцевое зерно, вид с полюса; *5, 7* — *P. haussknechtii* (*5* — общий вид пыльцевого зерна, *7* — срез через оболочку пыльцевого зерна).

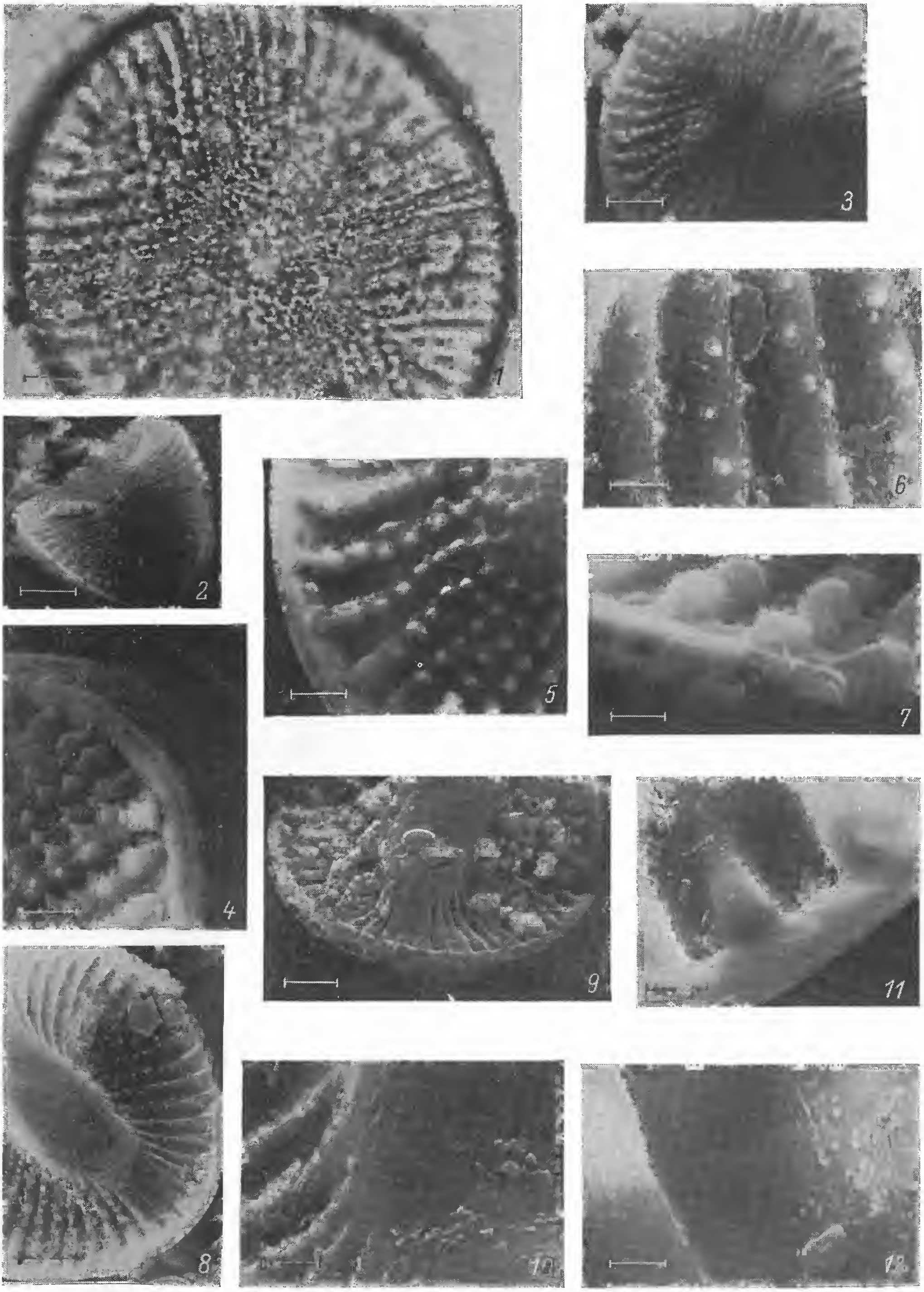


Табл. I. Наружная поверхность створок *Campylodiscus noricus* var. *costatus* (*1—7*) и *C. noricus* var. *undulatus* (*8—12*).

1—3 — структура створок; *4* — структура прикраевой части створки с ложными ребрами, покрытыми шипиками; *5* — прикраевая часть створки с ложными ребрами, покрытыми гранулами; *6* — ложные ребра с шипиками и гранулами; *7* — край створки со швом и ложными ребрами, покрытыми гранулами; *8*, *9* — структура створок; *10* — ультраструктура среднего поля и ребер; *11* — прикраевая часть створки с рудиментарной щелью каналовидного шва; *12* — ультраструктура прикраевой зоны (*1* — СМ; *2—12* — СЭМ; шкала (мкм) равна: *1*, *3* = 10; *2*, *8*, *9* — 20; *4—6*, *10*, *11* — 4; *7*, *12* — 2).

К с. 207

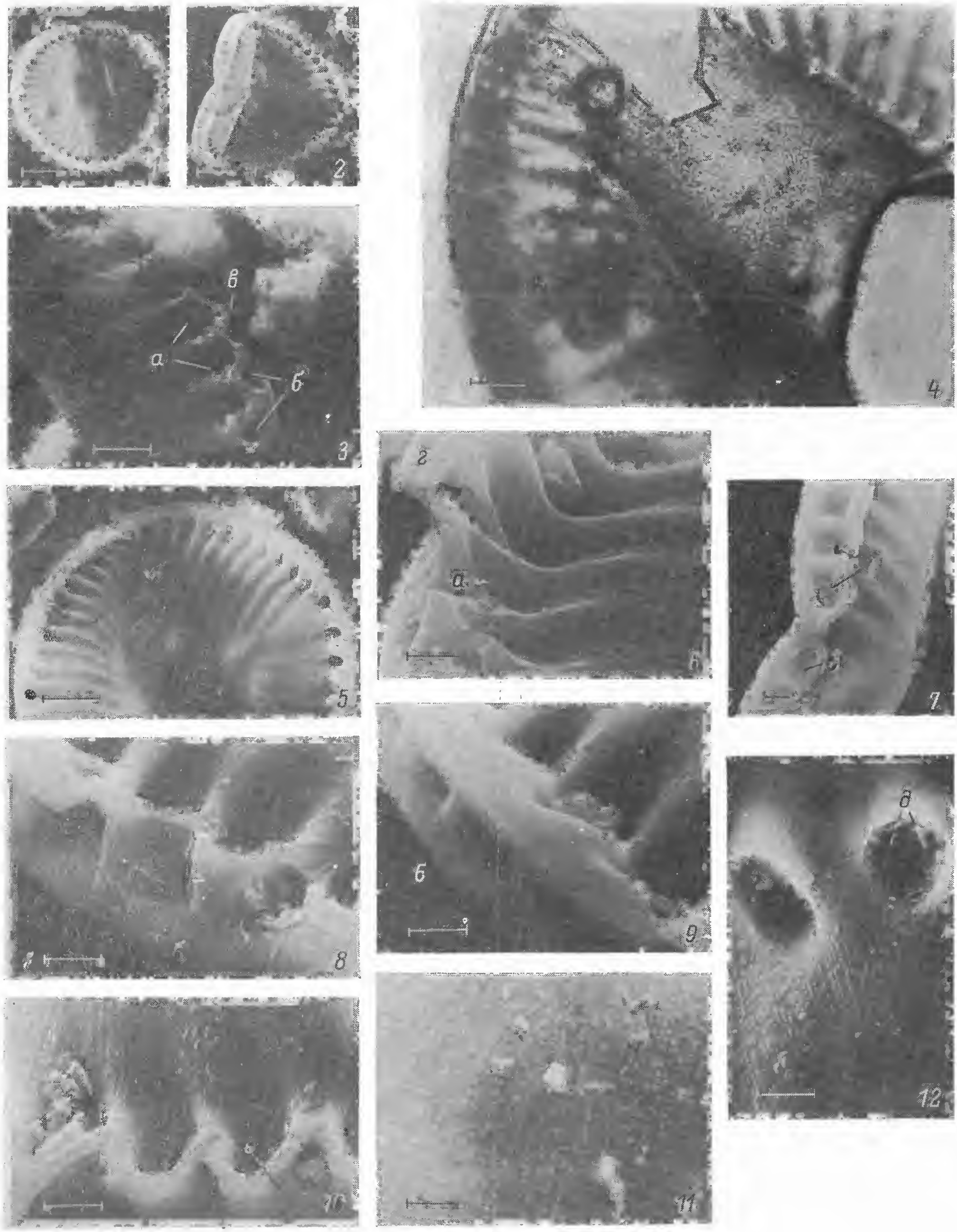


Табл. II. Внутренняя поверхность створки *Campylodiscus noricus* var. *costatus* (*1—3*) и *C. noricus* var. *undulatus* (*4—12*).

1, *2* — створки; *3* — структура краевой зоны; *4*, *5* — структура части створки; *6—10*, *12* — ультраструктура прикраевой части створки; *11* — ультраструктура центральной части створки (*а* — лакуна, *б* — окна крыла, *в* — балка крыла, *г* — киль, *д* — портула, *е* — полость ложного ребра) (*1—3*, *5—12* — СЭМ; *4* — СМ); шкала (мкм) равна: *1*, *2* — 40; *3*, *4* — 10; *5*, *7* — 20; *6*, *8* — 10; *12* — 4; *11* — 2).

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1985, т. 70, 2, 153—296